

## Die Orchidee

Herausgeber: Deutsche Orchideen-Gesellschaft e. V.  
Im Zinnstück 2  
65527 Niedernhausen/Ts.  
Deutschland



E-Mail: [dog@orchidee.de](mailto:dog@orchidee.de)  
Fon: 06127 7057704  
Fax: 06127 920329  
[www.orchidee.de/e-paper/taxonomische-mitteilungen](http://www.orchidee.de/e-paper/taxonomische-mitteilungen)  
Ausgabedatum: 22.11.2022  
Verantwortliche Redakteurin: Irene Bock

Vol. 8, Nummer 11, 2022

## **Nachbestäubungsphänomene bei Orchideen – oder der lange Weg des Pollens von der Bestäubung zur Befruchtung** **73 – 89**

Dr. Günter Gerlach

Alle Abbildungen sind vom Verfasser



# TAXONOMISCHE MITTEILUNGEN

(I.B.)

## Nachbestäubungsphänomene bei Orchideen – oder der lange Weg des Pollens von der Bestäubung zur Befruchtung

**Key words:** Bestäubung, Pollenschlauchwachstum, Narbenhütchen, Nachbestäubungsphänomene, Orchidaceae

**Abstract:** Orchidaceae is with around 30 000 species the biggest plant family. Flowers have a similar architecture, but adaptations to different habitats are manifold. Only few studies were carried out in last time in concern of pollination and fecundation, most in the 19<sup>th</sup> century.

Orchid species of all the subfamilies except Vanilloideae were hand pollinated and their post pollination phenomena documented. Pollinated flowers were clipped and fixed for morphological studies following a time gradient respective to the species. Pollen germination was observed and the respective growth rate of the pollen tubes was determined. The time interval between pollination and pollen germination varies greatly in the family, but is relatively constant within the individual subtribes. Orchidoideae, the subfamily with primarily terrestrial representatives, show the shortest pollen germination time, while the Epidendroideae with their mainly epiphytic representatives need the longest. After pollination in Epidendroideae the stigma closes by inward curvature of the lateral stigma margins, by means of the rostellum or by swelling of the whole column. Epidendroideae are partly distinguished by the possession of a pellicle which completely seals the stigma surface from the outside world. Pollen germination begins on this pellicle; the pollen tubes then grow through it without destroying it.

The Diandrae, the representatives with two anthers, discard their flowers after pollination, while in the Monandrae the petals dry up after pollination or in rare cases turn green.

The pollination and fertilization relationships in the orchids are essentially in line with the existing systematic subdivision of the family.

### Einleitung

Die Familie der Orchideen ist mit etwa 800 Gattungen und 30 000 Arten eine der artenreichsten der Blütenpflanzen. Ihre Komplexität und Diversität bezüglich Blütenformen und Bestäubungsmechanismen haben schon in früheren Zeiten zahlreiche Beobachter fasziniert. Ihr Blütenbau ist sehr einheitlich, er entspricht dem Grundplan der pentacyclischen Lilienblüte. Abweichend davon ist die Dorsiventralität und die Abwandlung des medianen Blütenblattes zur sogenannte Lippe, dem Labellum. Die Verbreitung der Orchideen erstreckt sich über die ganze

Erde, wobei die Formenvielfalt in den Tropen am größten ist. Die Vermehrung der Orchideen geschieht durch mikroskopisch kleine Samen, die kein Nährgewebe besitzen. Diese werden in einer riesigen Anzahl (schwankt von Art zu Art, von mehreren Tausend bis zu mehreren Millionen) aus einer septiziden Kapsel entlassen und durch den Wind verbreitet. Um jedoch eine dermaßen große Anzahl an Samen zu produzieren, müssen entsprechende Pollenmengen auf die Narbe gelangen. Zwingend ist daher die Übertragung des Pollens, nicht nur einzelner Pollenkörner. Die mehr oder weniger kom-

Dr. Günter Gerlach  
E-Mail <gerlach@snsb.de>



Der Autor war von 1991 bis 2020 Hauptkonservator am Botanischen

Garten München-Nymphenburg. Ihm unterstand die wissenschaftliche Betreuung der Orchideen-Sammlung. Inzwischen im Ruhestand, beschäftigt er sich vor allem mit der Bestäubungsbiologie bei Orchideen. Schwerpunkte sind die von duftsam-melnden Prachtbienen besuchten Stanhopeinae, Catasetinae und Zygopetalinae. Hier untersucht er Blütendüfte chemotaxonomisch.

pakte Pollenmenge besteht aus durch Sporopollenin und Elastoviscin zusammengehaltenen Pollentetraden, den Pollinien. Die Ausbildung von solchen mehr oder weniger dichten Pollenverbänden ist charakteristisch und wird im Pflanzenreich nur noch bei den Apocynaceae (Asclepiadoideae) angetroffen. Die Bezeichnung "Bestäubung" ist unglücklich, denn es wird ja kein Staub (Blütenstaub, Pollen) transferiert, sie wird hier jedoch beibehalten. Im angelsächsischen Sprachbereich wird von "pollination" gesprochen, ein Begriff, der den Sachverhalt präziser wiedergibt. In der vorliegenden Arbeit sollen Vorgänge dargelegt werden, die sich im Zeitraum zwischen Bestäubung und Befruchtung im Bereich der Narbe, des Narbenkanals und des Polliniums von Orchideen abspielen. Es sind sowohl makroskopische als auch mikroskopische Beobachtungen. Schon Mitte des letzten Jahrhunderts wurden ausgiebige Untersuchungen über die Bestäubung und Befruchtung der Pflanzen gemacht. Im Jahre 1823 beschreibt AMICI die Pollenschläuche. 1858 entdeckte W. HOFMEISTER die doppelte Befruchtung der Angiospermen. Kurze Zeit darauf veröffentlichte F. HILDEBRAND seine Arbeit über die "doppelte Wirkung" des Pollens (Auslösung der Eientwicklung und Befruchtung der

Eizelle). Er untersuchte einheimische Orchideen nach der Bestäubung und stellte fest, dass sich die Eizellen erst einige Zeit nach der Bestäubung entwickelten, zum Zeitpunkt der Bestäubung also nur rudimentär vorhanden waren. Blieben die Blüten jedoch unbestäubt, fand keine Entwicklung der Eizellen statt.

In einer weiteren Arbeit teilte er mit, dass die Auslösung der Eientwicklung auch durch fremde Pollen ermöglicht werden kann. Kurze Zeit später stellte E. STRASBURGER 1877 seine Arbeit "Befruchtung und Zellteilung" vor, in welcher er ausführlich auf die Verhältnisse bei den europäischen Orchideen (Orchidoideae) einging. 1878 berichtete M. TREUB über die Embryoentwicklung einiger Orchideen. L. GUIGNARD war nach HILDEBRAND der zweite, der sich mit Bestäubung und Befruchtung bei tropischen Orchideen der Unterfamilien Cyripedioideae, Epidendroideae und Vandoideae beschäftigte. DUNCAN und CURTIS untersuchten intensiv die intermittierende Fruchtentwicklung bei verschiedenen tropischen Orchideen. Erst ab 1969 wurden die ersten ausführlicheren Arbeiten über Orchideennarben vorgestellt (PAIS, CALDER und SLATER). Obwohl schon sehr viel über Bestäubung und Befruchtung bei den Orchideen gearbeitet wurde, lässt sich keine allgemeine Aussage für die ganze Familie machen. Bisher wurden immer nur wenige Arten auf diese Fragestellung hin untersucht. Auch die vorliegende Arbeit leistet nicht mehr als ein zusätzliches Mosaiksteinchen zum Komplex Bestäubung und Befruchtung bei Orchideen. Obwohl schon mehr als 30 Jahre zurückliegend, hat diese Arbeit (die unveröffentlichte Diplomarbeit des Autors) nichts an Aktualität verloren, denn es wurde kaum in dieser Richtung geforscht. So ist der aktuelle Vorstoß nichts weiter als eine Erinnerung an brachliegende zu erforschende Verhältnisse.

#### Material und Methoden

Die in den Gewächshäusern des botanischen Gartens der Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg (HEID) kultivierten Orchideen wurden je nach Bedarf,

meistens im 1-Tagesabstand bestäubt und dort belassen. Es wurden folgende Arten untersucht (die Nummern sind Referenznummern des Botanischen Gartens Heidelberg): *Acriopsis javanica* 0-11111, *Anguloa uniflora*, *Brassia* sp. 0-14520, *Coryanthes speciosa*, *Cattleya purpurata* 0-6838 und 0-16766, *Ludisia discolor* 0-3744, *Miltoniopsis vexillaria* 0-18238, *Odontoglossum maculatum*, *Oncidium* sp., *Osmoglossum pulchellum*, *Paphiopedilum callosum*, *Paphiopedilum chamberlainianum*, *Paphiopedilum glaucophyllum*, *Phragmipedium sargentianum* 0-17737, *Pleurothallis galeata*, *Sigmatostalix gutemalensis*, *Sigmatostalix picturatisima* 65040 und 44762 sowie *Stanhopea candida* 0-18541. Nach verschiedenen Zeiten wurden die bestäubten Blüten geerntet, in 3% Glutaraldehyd, in 0,1 mol Cacodylat-Puffer (Dimethylarsinsäure-Natrium, pH 7,2) in der Kälte (Kühlschrank, bei etwa 4 °C) einen Tag fixiert. Da die Objekte im Fixationsmittel nicht sofort untergingen, wurden sie mehrmals mittels Wasserstrahlpumpe im Exsikkator entlüftet.

Die ersten Objekte wurden in Kunstharz eingebettet und dann mit Glasmessern am Ultramikrotom geschnitten. Es gab jedoch Probleme mit dem Schneiden größerer Objekte; die Durchdringung der Objekte mit Kunstharz war zu schlecht. Sie ließen sich nicht als Ganzes schneiden, sondern zerfielen in Einzelteile. Auch der Umweg über GMA (Methacrylsäure-hydroxyethylester) führte zu keinen besseren Schneidresultaten. Bei großen Objekten wurde deshalb auf die bewährte Paraplastmethode zurückgegriffen, die schließlich nach tagelangen Versuchen zufriedenstellende Ergebnisse lieferte. Nach der Fixation gab es damit 2 Wege die Objekte weiter zu bearbeiten. Für die Kunstharzeinbettung wurden die bestäubten Blüten mehrmals in 0,1 mol Cacodylat-Puffer gespült, in 1% Osmiumtetroxid (in 0,1 mol Cacodylat-Puffer) nachfixiert, in Cacodylat-Puffer und danach in Aqua bidest. gewaschen und anschließend in 1% Uranylacetat (1 Stunde im Dunklen) für spätere Dünnschnitte und Transmissions-Elektronenmikroskopie kontrastiert. Vor der Entwässerung in

der aufsteigenden Acetonreihe (30%, 50%, 70%, 90%, 95%, 100%, 100% je 20 min), wurden sie 5 × in Aqua bidest. gespült. Das Aceton wurde dann gegen Propylenoxid ausgetauscht (3 × je 10 min in Propylenoxid gespült). Anschließend kamen die Objekte in ein Propylenoxid Kunstharz-Gemisch (LX-112 Embedding Medium der Firma Ladd Research Industries Inc.) im Verhältnis von 3:1 und wurden über Nacht 12 Stunden in geschlossenen Gefäßen rotiert. Am nächsten Tag wurde das Kunstharz-Lösungsmittelgemisch gegen eines im Verhältnis von 1:1 ausgetauscht; nach 4 Stunden das verdünnte Kunstharz gegen ein zähflüssigeres Gemisch im Verhältnis von 1:3 gewechselt und weitere 4 Stunden in offenen Gefäßen rotiert, um das Lösungsmittel zu verdampfen. Anschließend wurden die Objekte in neue Gefäße mit purem Kunstharz übertragen und über Nacht in geschlossenen Gefäßen rotiert. Am nächsten Tag wurden sie in Silikon-Einbettungsrahmen orientiert, bei 40 °C einen Tag vor- und bei 60 °C einen Tag endpolymerisiert. Die entstandenen Blöckchen konnten jetzt am Ultramikrotom semidünn, d. h. 1 – 2 µm dick geschnitten werden. Die Schnitte wurden in Wasser auf einer Streckbank gestreckt und gleichzeitig mit dem Verdunsten des Wassers aufgeklebt. Anschließend wurden sie mit Toluidinblau direkt gefärbt; durch Aufbringen eines Tropfens Farbstoffes auf den aufgeklebten Schnitt und anschließende Trocknung bei 50 °C im Wärmeschrank. Nach dem Abspülen des überschüssigen Farbstoffes mit Wasser wurde der Schnitt im Lichtmikroskop (Hellfeld, Phasenkontrast) betrachtet und gegebenenfalls mit einem Wild M 20 Photomikroskop fotografiert.

Größere Objekte, wie die Narben von *Paphiopedilum*, *Cattleya*, *Encyclia* und *Coryanthes* wurden nach der Fixation in einer aufsteigenden Alkohol-tertiären Butanol-Reihe je einen Tag entwässert. Die Stufen 50 – 95% wurden mit dem roten Farbstoff Erythrosin versetzt, um die Objekte anzufärben, was für die spätere Orientierung im Paraplast wichtig war. Danach wurden die in reinem tertiären Butanol befindlichen Objekte mit Paraplast unterschichtet,



in das sie langsam absanken. Die Objekte wurden dann in Formen überführt und darin mit einer heißen Präpariernadel orientiert. Nach dem Erkalten und Aufblocken wurden die größeren mit dem Schlittenmikrotom, die kleineren mit dem Rotationsmikrotom etwa 7 – 10 µm dick geschnitten. Die Schnitte wurden auf mit Eiweißgelatine bestrichenen Objektträgern gestreckt und aufgeklebt. Anschließend wurden sie in Xylol entparaffiniert (2 × 10 min), über eine Xylol-Isopropanol-Zwischenstufe in Isopropanol überführt, in einer absteigenden Alkohol-Reihe bis 50 % auf die Farbstofflösung vorbereitet, 5 – 7 min in Haematoxylin/Delafield gefärbt, in Ethanol/HCl differenziert, in Ethanol/NH<sub>3</sub> neutralisiert und in gleichen Schritten rückwärts, jedoch in frischen Lösungen wieder in Xylol überführt. Auf die tropfnassen Objektträger wurde Vitro Clud als Eindeckungsmittel aufgetropft und sofort die Deckgläser aufgebracht. Nach dem Abtrocknen konnten sie mit dem Photomikroskop ausgewertet werden.

Versuche zum Verschluss der Narbe: Die Versuche wurden mit frisch gegesenen Agarblöckchen durchgeführt, welche direkt der Narbe appliziert wurden. Dem gerade noch flüssigen Agar wurden die verschiedenen sterilfiltrierten Phytohormone zugegeben und zwar entsprechend einer Endkonzentration von 1 mg/l. Es wurden die Pflanzenhormone Indolelessigsäure IES, Naphtylelessigsäure NES, Benzylaminopurin BAP und eine Agar-Blindprobe verwendet. Die geschnittenen Agarblöckchen hatten etwa die Größe eines Polliniums von *Miltoniopsis*, auf deren Narbe sie aufgebracht wurden. Die untersuchten Gattungen wurden nach dem System in Genera Orchidacearum 1 – 6 (PRIDGEON et al. 1999 – 2014) geordnet und die Aussagen kritisch auf ihre systematische Verwertbarkeit untersucht.

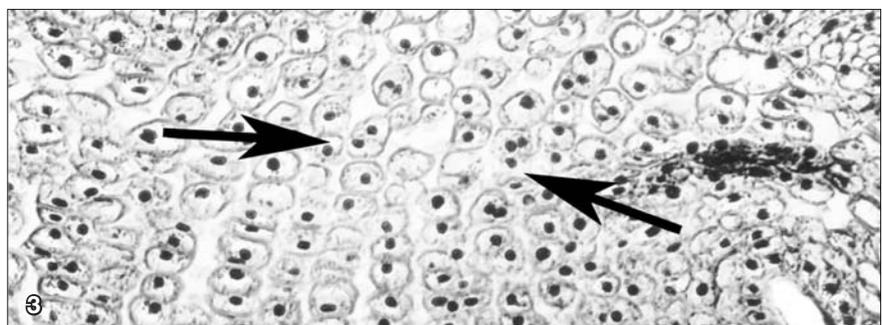
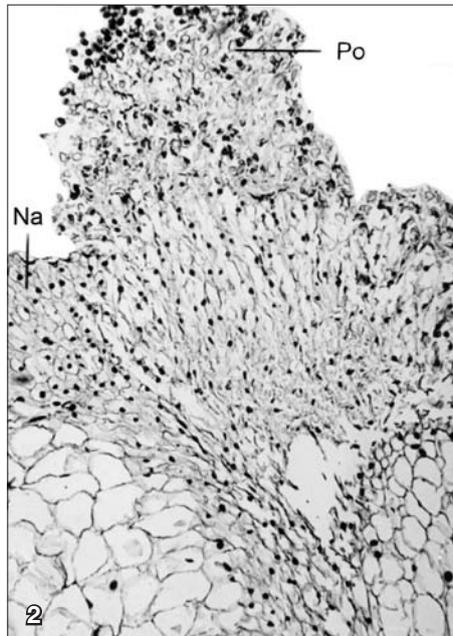
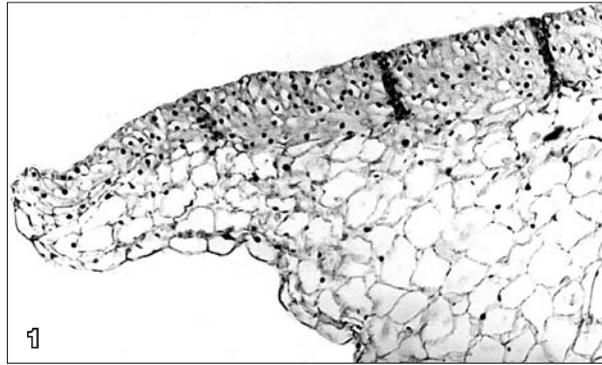
## Ergebnisse

### a) Cypripedioidae GARAY

Die Gattung *Paphiopedilum* weist zur Zeit der Anthese eine glatte, glänzende und trockene Narbe auf. Sie ist konvex, erhaben und zeigt pilzförmige Gestalt (Abb. 1). In der Mitte besitzt sie eine

leicht y-förmige Vertiefung. Hier stoßen die drei Narbenlappen zusammen. Der Pollen der beiden lateralen Antheren liegt in pastenartiger Konsistenz vor. Auf empfängnisbereiten Narben haftet er sehr gut. Sind diese jedoch schon gealtert, ist das Haftungsvermögen stark herabgesetzt. Ebenso schlecht

haftet die Pollenmasse auf Narben, die durch Besprühen mit Wasser oder durch hohe Luftfeuchtigkeit feucht geworden sind. Auf bestäubten Narben verfließt nach 3 – 4 Tagen die Pollenmasse, nach 6 – 7 Tagen beginnt die Narbe zu welken und am 8. Tag ist sie vollständig verwelkt. Das Gleiche geschieht mit den Blütenblättern. Nach 10 – 12 Tagen wirft die Pflanze die Blüte komplett ab. Aufrecht stehen bleibt ein leicht geschnäbelter Fruchtknoten. Im Paraplastschnitt lässt sich das Narbengewebe sehr gut vom restlichen Gewebe unterscheiden.



Die Zellen der Narbe sind nur etwa 1/4 – 1/2 mal so groß wie die des restlichen Gynostemiums. Die randständigen Narbenzellen sind meist langgestreckt und senkrecht zur Narbenoberfläche angeordnet. Die mehr im Zentrum der Narbe stehenden Zellen sind kugelig und locker, d. h. interzellularenreich gepackt. Der Narbenkanal ist von Schleim und Zellresten ausgefüllt. 7 Tage nach der Bestäubung ist ungefähr 2/3 der Pollenmasse gekeimt. Die Pollenschläuche weisen eine Länge von etwa 12 mm auf und haben bereits die Stelle passiert, an der die spätere Abtrennung (Abszission) der Blüte erfolgt. Nach 8 Tagen sind nur noch etwa 1/8 der Pollenkörner am distalen Ende der Pollenmasse un-

1. Narbenlängsschnitt von *Paphiopedilum callosum*, seitlicher Rand
2. Keimender Pollen (Po) auf der Narbe (Na) von *Paphiopedilum callosum*, 8 Tage nach der Bestäubung
3. *Paphiopedilum callosum* Längsschnitt, Abszissionsstelle Blüte/Fruchtknoten; die Trennlinie verläuft von der Verjüngung quer durch das Bild (Pfeile).

gekeimt zu erkennen (Abb. 2). Auf Schnitten, die die Umgebung der Trennstelle zeigen, lassen sich kleine kugelige Zellen in Längsreihen orientiert erkennen (Abb. 3). Zwischen ihnen befinden sich große Interzellularen.

Die Gattung *Phragmipedium* besitzt eine papillöse Narbe, die ebenfalls pilzförmig erhaben und mit einer y-förmigen Vertiefung in der Mitte versehen ist. Die Pollenkörner sind hier zu Pollinien vereinigt. Beim Zerdrücken der Pollinien wird der weiße, krümelige Pollen frei. Zwei Tage nach der Bestäubung sind Narbe und Pollen feucht; der Pollen fängt an zu zerfließen. Die gesamte Blüte wird nach 5 Tagen abgeworfen.

**b) Orchidoideae LINDL.**

**Tribus Cranichideae LINDLEY**

**Subtribus Goodyerinae KLOTZSCH**

Aus dieser Unterfamilie wurde die Art *Ludisia discolor* (KER GAWL.) BLUME ausgiebig untersucht. Die Narbe der Art ist zur Zeit der Anthese feucht, liegt offen und erstreckt sich etwa über eine Fläche von 2 mm<sup>2</sup>. Sie ist auffällig tordiert, was die Orientierung im Schnitt sehr schwierig macht. Die Anthere liegt dorsal, das Pollinium zerfällt in einzelne Massulae und besitzt einen Stipes mit Viscidium. Im Querschnitt zeigt die Narbe elongierte, senkrecht zur Oberfläche stehende Zellen, die, gefärbt, im Lichtmikroskop sehr lichtdicht granuliert erscheinen. Die Zellen besitzen sehr große, vereinzelt langgestreckte Kerne und nur, wenn überhaupt vorhanden, kleine Vakuolen (Abb. 4). Die Wände dieser Zellen sind in Auflösung begriffen, die Zwischenräume mit Schleim gefüllt. Die papillenähnlichen Narbenzellen sind durch ihre Größe, Form und Längsorientierung gut vom darunter liegenden Gewebe zu trennen. Sie sitzen wie ein Pilzhut auf einer Schicht ebenfalls länglicher Zellen, die die Verbindung zum Narbenkanal herstellen.

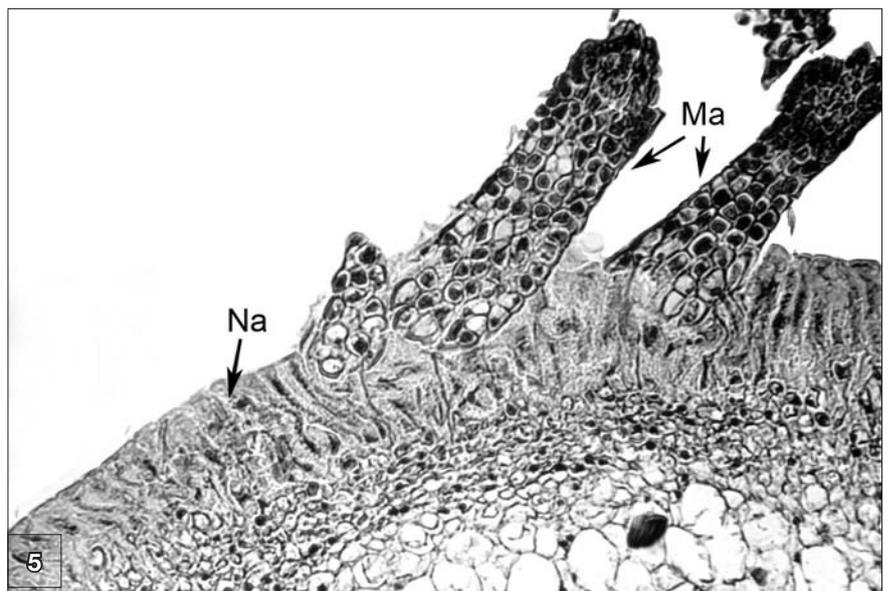
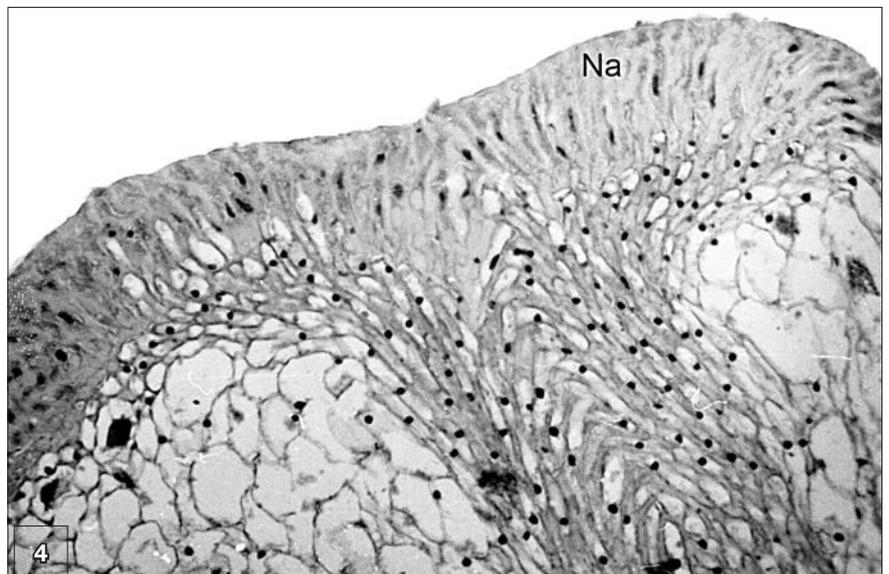
Der Narbenkanal ist vollständig mit elongierten Zellen ausgefüllt. Bereits 4,5 Stunden nach der Bestäubung sind die ersten Pollenschläuche zu erkennen. Ihre Länge ist auf den Querschnitten nicht mehr auszumessen. Sie verlieren sich zwischen den Narbenzellen bzw. wachsen aus der Schnittebene

heraus (Abb. 5). Je nach Orientierung der Massulae sind mehr oder weniger Pollenkörner gekeimt, am meisten jedoch bei flach auf der Narbe aufliegenden Paketen. Die Narbe lässt noch keine Veränderung zu der im unbestäubten Zustand erkennen.

Nach 30 Stunden sind flach auf der Narbenoberfläche liegende Massulae restlos ausgekeimt. Die Narbe ist bereits stärker verschleimt. 55 Stunden nach der Bestäubung fällt es schwer, die ehemaligen Zellgrenzen der Narbenpapillen auszumachen. Die Narbenzellen gehen langsam in undifferenzierten Schleim über. An den z. T.

bereits ausgekeimten Massulae zieht sich der Narbenschleim konkav empor. Bei hoch aus der Narbenoberfläche aufragenden Massulae sind am distalen Ende noch ungekeimte Pollenkörner zu sehen (Abb. 6).

Am 4. Tag lässt sich lediglich die ursprüngliche Form der Massulae erkennen. Die Narbenzellen sind total verschleimt und weisen eine Textur in Richtung Narbenkanal auf (Abb. 7). Nach 5 Tagen beginnt die Narbe abzutrocknen. Die Reste der Massulae heben sich, ebenso wie die vertrocknete Narbe, von der Säulenoberfläche ab. Die ehemals gelben Massulae sind nun



4. Unbestäubte Narbe von *Ludisia discolor* quer geschnitten  
 5. Auskeimende, auf der Narbe (Na) liegende Massulae (Ma) von *Ludisia discolor*



braun gefärbt (Abb. 8).

**Tribus Orchideae DRESSLER et DODSON**

**Subtribus Orchidinae DRESSLER et DODSON**

Bei *Ophrys lutea* CAV. sind 3 Tage nach der Bestäubung bereits alle Massulae ausgekeimt. Auf den Schnitten lassen sich die leeren Hüllen der ausgekeimten Massulae deutlich ausmachen. Die Narbe ist etwa 16 mm<sup>2</sup> groß und mit einem klebrigem Schleim gefüllt.

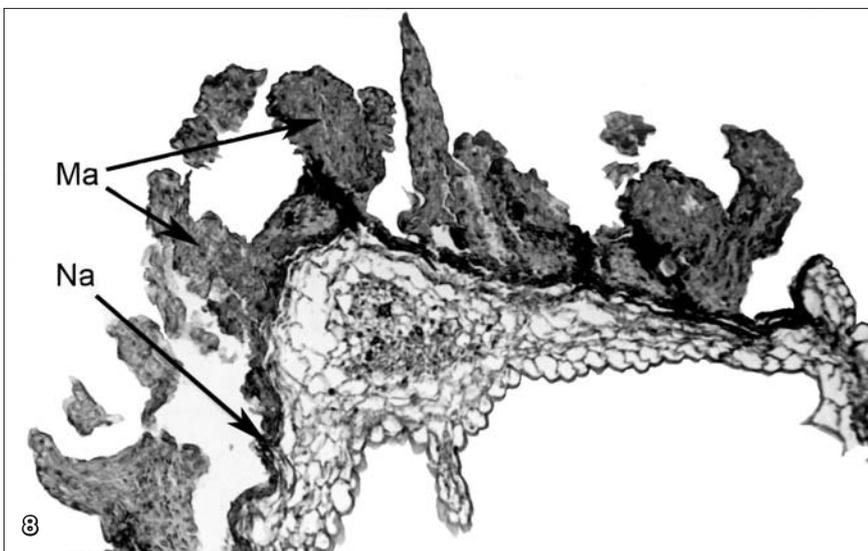
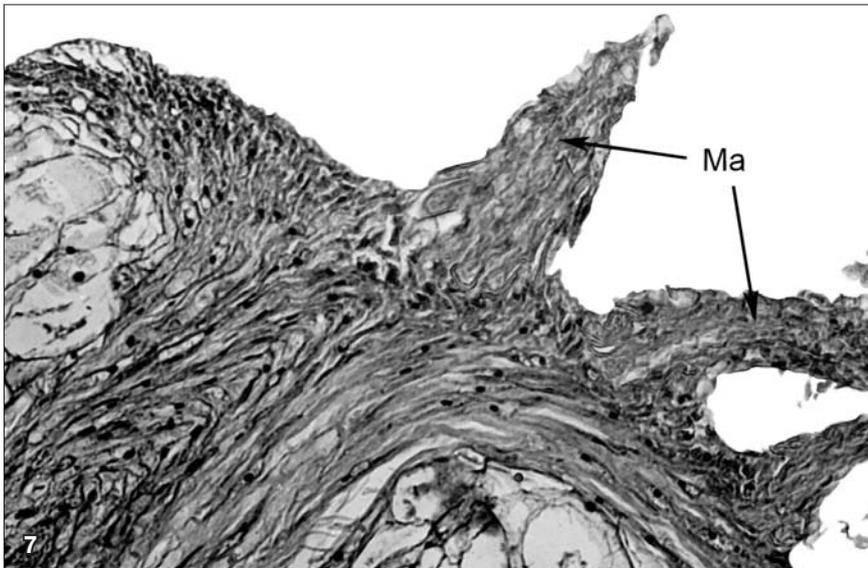
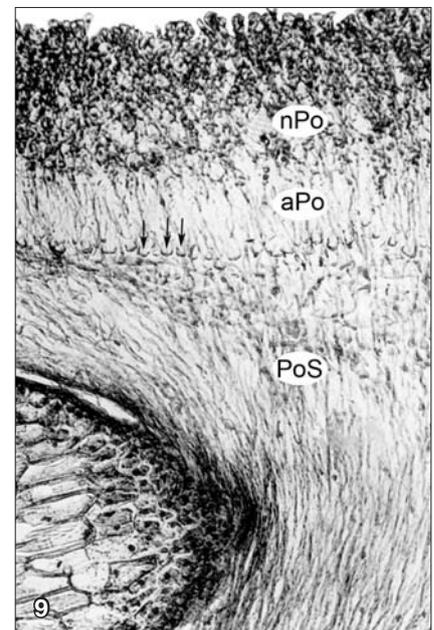
**c) Epidendroidae LINDLEY**

**Tribus Epidendreae KUNTH**

**Subtribus Laeliinae BENTHAM**

Aus dieser Subtribus wurden verschiedene Arten der Gattung *Cattleya* untersucht, wenn auch nur stichprobenartig. Sie weisen

eine schalenförmig vertiefte, feuchte Narbe, einen leeren Narbenkanal und feste Pollinien auf. Einen Tag nach der Bestäubung wird das vorher matte Pollinium transparent glänzend. Die Paraplastschnitte zeigen am 1. Tag einige gekeimte Pollenkörner am Rande des Polliniums. Die Pollenschläuche erreichen die 4–5-fache Länge des Pollenkordurchmessers. Am 3. Tag ist bei *Cattleya purpurata* (LINDL. et PAXTON) ROLLISSON ex LINDL. ein Drittel des flach aufliegenden Polliniums gekeimt (Abb. 9). Die ehemalige Höhe des Polliniums lässt sich durch die Hüllen der aus-



6. Auskeimende Massulae (Ma) von *Ludisia discolor* 55 Stunden nach der Bestäubung

7. Vollständig ausgekeimte Massulae (Ma) von *Ludisia discolor* nach 4 Tagen

8. Abtrocknende Narbe (Na) von *Ludisia discolor* nach 5 Tagen im Querschnitt

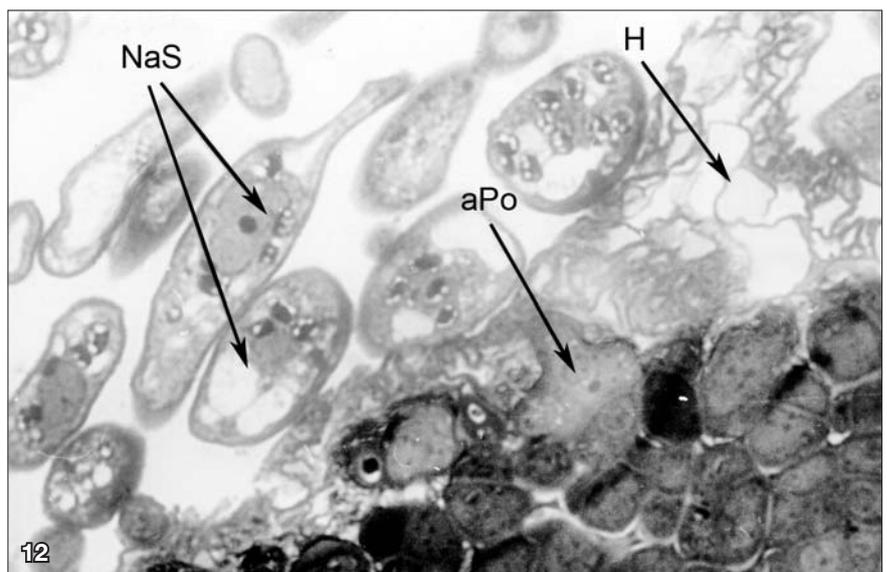
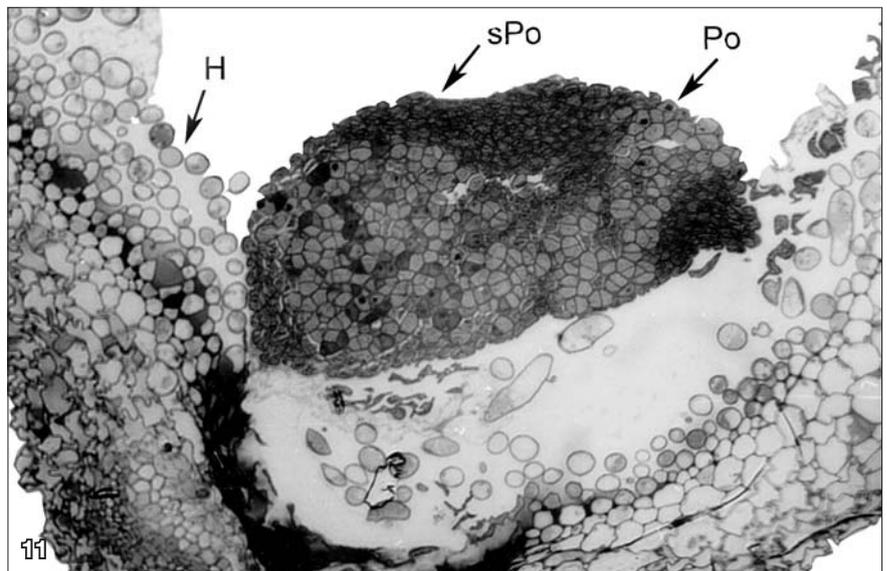
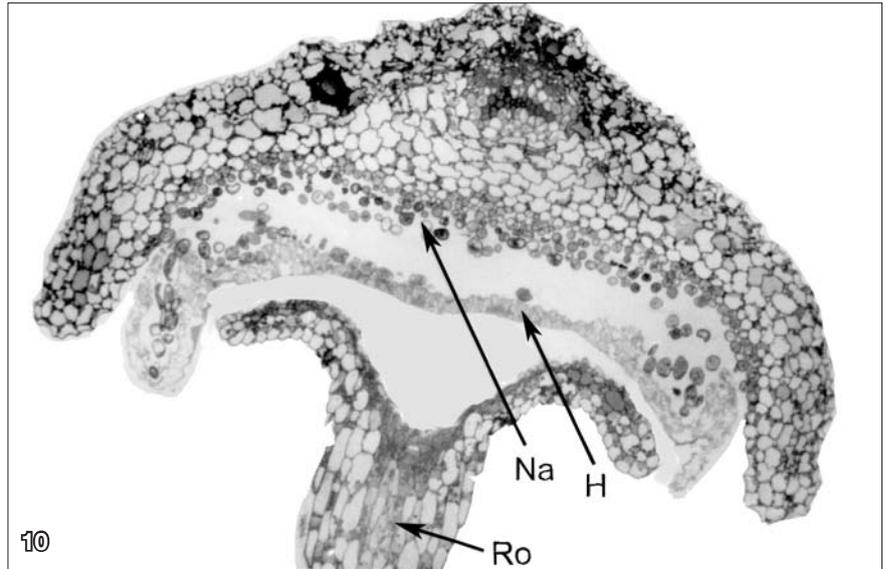
9. Ausschnitt aus Narbe und Pollinium von *Cattleya purpurata*, 3 Tage nach der Bestäubung: nicht gekeimte Pollenkörner (nPo); ausgekeimter Bereich (aPo); Pollenschläuche (PoS); Pfeile weisen auf Sporopolleninplatten hin.

gekeimten Pollenkörner gut rekonstruieren. Die Pollenschläuche wachsen zielgerichtet in den Narbenkanal und sind in diesem Stadium maximal 7,5 mm lang. Nach 6 Tagen weisen sie eine Länge von 9 mm auf.

**Subtribus Pleurothallidinae LINDLEY ex G. Don**

Nahe verwandt mit den vorherigen Arten, jedoch einer anderen Subtribus, nämlich den Pleurothallidinae LINDL., zugehörig, ist *Pleurothallis galeata* LINDL. Bei dieser Art liegt die feuchte Narbe zwischen den Säulenflügeln eingebettet. Das weit heruntergezogene Rostellum verbirgt sie fast ganz. Im Querschnitt ist sie sichelförmig gekrümmt. Nach außen wird sie von einer Art Häutchen von 11 µm Dicke abgeschlossen (Abb. 10). Darunter befinden sich frei im Narbenschleim flottierende Zellen. Diese Zellen sind kugelig bis spindelförmig. Ihre Anzahl nimmt zum Narbengrund hin zu. Sie lassen sich intensiv mit Toluidinblau färben und sind im Vergleich zum restlichen Säulengewebe nur etwa halb so groß. Das Häutchen weist rundliche bis ovale Einschlüsse von unterschiedlicher Größe auf. Die Pollinien liegen in 2-Zahl vor und besitzen Pollentetraden von 12 µm (Einzelkorn 5 µm Durchmesser). In den Pollinien finden sich ausgedehnte Bereiche, die durch viel kleinere, wahrscheinlich sterile Pollentetraden ausgezeichnet sind. Die Randtetraden sind mit Sporopollenkappen versehen.

15 Stunden nach der Bestäubung hat sich noch nichts im Bereich der Narbe und der Pollinien verändert. Das Pollinium liegt auf dem Häutchen (Abb. 11). Nach 40 Stunden sind einige Tetraden leicht geschwollen und beginnen zu keimen (Abb. 12). 110 Stunden nach der Bestäubung ist knapp die Hälfte



10. Querschnitt durch die Säule von *Pleurothallis galeata* im unbestäubten Zustand, Narbe (Na) mit Häutchen (H) und Rostellum (Ro)

11. *Pleurothallis galeata* 15 Stunden nach der Bestäubung; Narbe (Na); Pollinium (Po); sterile Bereiche des Polliniums (sPo); Häutchen (H)

12. *Pleurothallis galeata*, Narbenschleimzellen (NaS), Häutchen (H) und gerade auskeimendes Pollenkorn (aPo) nach 40 Stunden



des Polliniums ausgekeimt. Die Pollenschläuche durchwachsen das Häutchen (Abb. 13 und 14). Unterhalb des Polliniums befinden sich, im Vergleich zum restlichen Narbenbereich, auffallend viele flottierende Narbenschleimzellen.

### Tribus Cymbidieae PFITZER

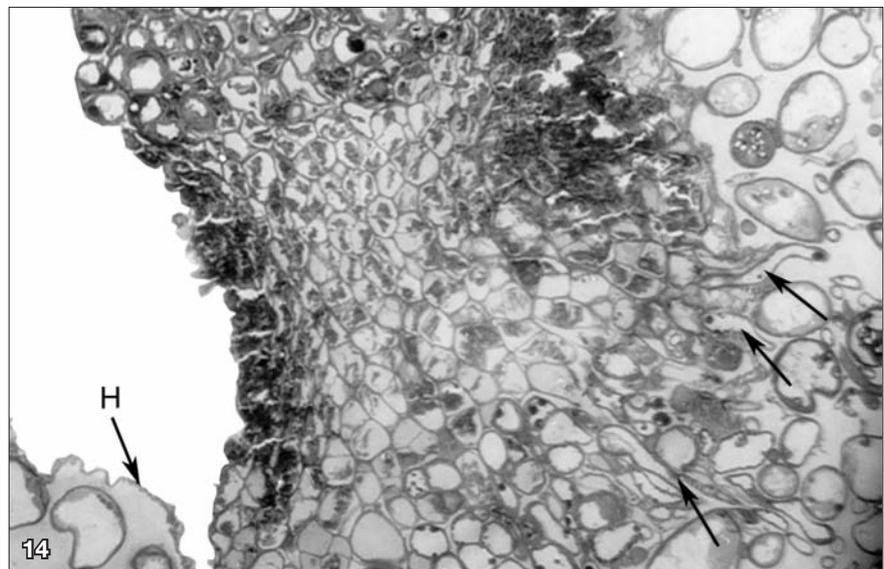
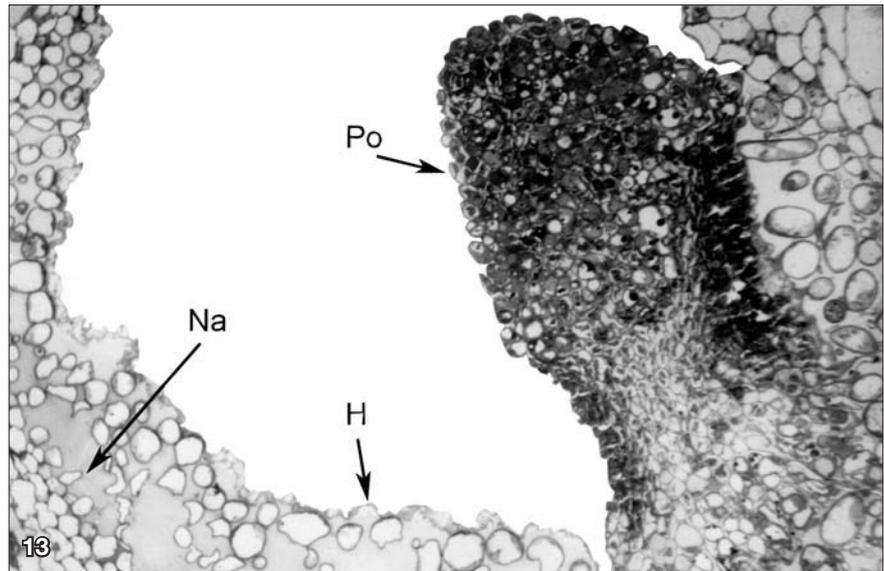
#### Subtribus Maxillariinae BENTHAM

*Bifrenaria charlesworthii* ROLFE aus der Subtribus Maxillariinae zeigt 8 Tage nach der Bestäubung nur noch die leeren Hüllen der Pollenkörner. Einige der Pollenschläuche lassen sich gut verfolgen, sie wachsen senkrecht von dem Pollinium weg in Richtung der Narbenoberfläche, um dann kurz vor deren Erreichen in Richtung Fruchtknoten abzubiegen.

*Anguloa virginalis* aus der Subtribus Maxillariinae besitzt ein dreizähniges Rostellum. Die drei Zähne liegen parallel und zeigen im unbestäubten Zustand zur Basis der Säule (Abb. 15). Drei Tage nach der Bestäubung haben sich die beiden lateralen Zähne um 45° gedreht und schließen übereinander liegend die Narbe ein (Abb. 16). Die Säule ist zu dieser Zeit schon leicht verdickt.

#### Subtribus Stanhopeinae BENTHAM

Aus der Tribus Cymbidieae PFITZER wurden die meisten verschiedenen Subtriben untersucht. Die Gattung *Stanhopea* aus der Subtribus Stanhopeinae besitzt Narben, die als schmaler quergestellter Spalt nahe der Spitze der sehr langgestreckten Säule sitzen. Ein Häutchen ist hier nicht vorhanden. Bereits einen Tag nach der Bestäubung beginnt sich die Säule zu verdicken, der schmale Narbenspalt wird dabei geschlossen. Das Pollinium dieser Gattung weist Sporopolleninplatten und -Schuppen auf der Oberfläche auf. Die Pollenschläuche wachsen jeweils in Bündeln zwischen diesen Sporopolleninplatten aus. 3 Tage nach der Bestäubung sind die Pollenschläuche bereits 2,5 mm lang und der Tetradenverband ist aufgelöst (Abb. 17). Auskeimende Pollenkörner haben einen Durchmesser von 13 µm, die noch nicht ausgekeimten, im Zentrum des Polliniums liegenden, einen Durchmesser von 9 µm. Die gerade ausgekeimten



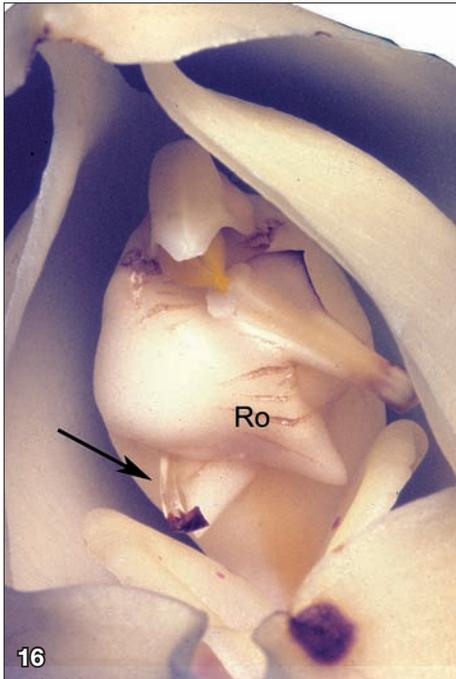
den Pollenkörner sind also leicht gequollen. Bei der ebenfalls dieser Subtribus zugehörigen Gattung *Coryanthes* sehen die Verhältnisse

13. *Pleurothallis galeata*, 110 Stunden nach der Bestäubung; Querschnitt durch Narbe (Na) mit Häutchen (H), darauf liegend das Pollinium (Po); ausgekeimter Bereich (aPo)

14. wie Abb. 13, jedoch stärker vergrößert, Pollenschläuche (Pfeile) durchwachsen das Häutchen (H).

15. *Anguloa virginalis*, in der Bildmitte Säulenspitze mit dreiarbigem Rostellum





16

ganz ähnlich aus (Abb. 18). Die Pollenschläuche sind nach 4 Tagen bereits 8 mm gewachsen, die auskeimenden Pollenkörner weisen einen Durchmesser von 13 µm auf. Auch hier ist, wie bei der vorherigen Art, der Narbenkanal locker mit sehr langen, spindelförmigen Zellen und Schleim ausgefüllt.

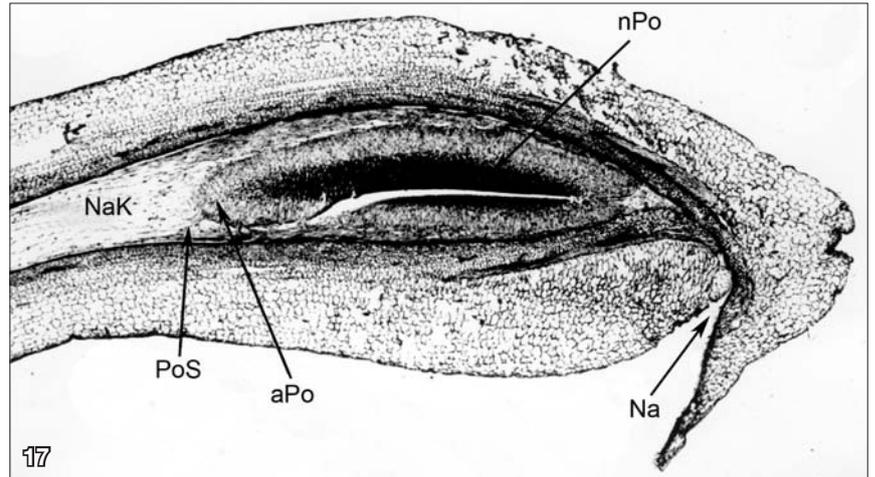
**Subtribus Oncidiinae BENTHAM**

Die untersuchten Gattungen *Sigmatostalix*, *Oncidium*, *Brassia* und *Miltoniopsis* zeigen schon bald nach der Bestäubung eine vollständig verschlossene Narbe. Bei allen untersuchten Gattungen ist die Narbe schalenförmig vertieft, feucht, klebrig und von einem Häutchen überzogen.

Nach der Bestäubung von *Sigmatostalix* liegt zunächst das Pollinium auf dem Häutchen der Narbenoberfläche (Abb. 19 und 20). Der Verschluss der Nar-

16. *Anguloa virginalis*, in der Bildmitte durch Rostellum (Ro) verschlossene Narbe, 2 Tage nach der Bestäubung. Das der Blüte eigene Pollinarium liegt auf der verschlossenen Säule. Von dem zur Bestäubung verwendeten Pollinarium ist nur ein Teil des Stipes und das Viscidium sichtbar.

17. *Stanhopea candida*, Längsschnitt durch die Säule 3 Tage nach

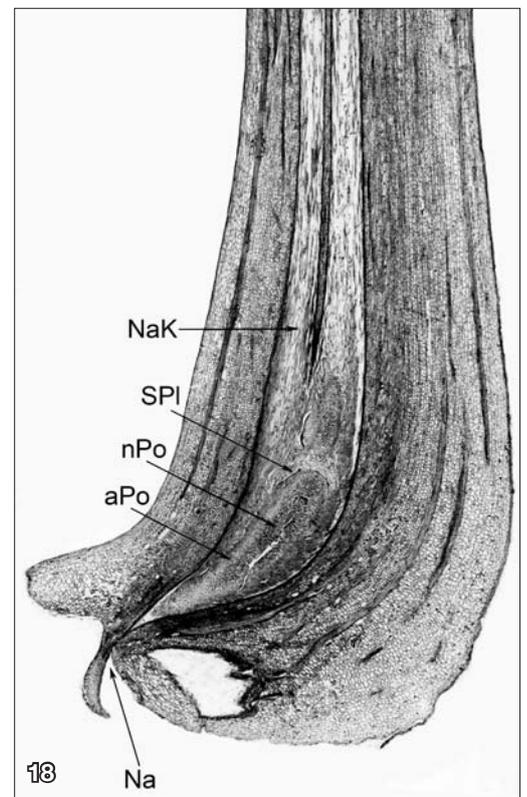


17

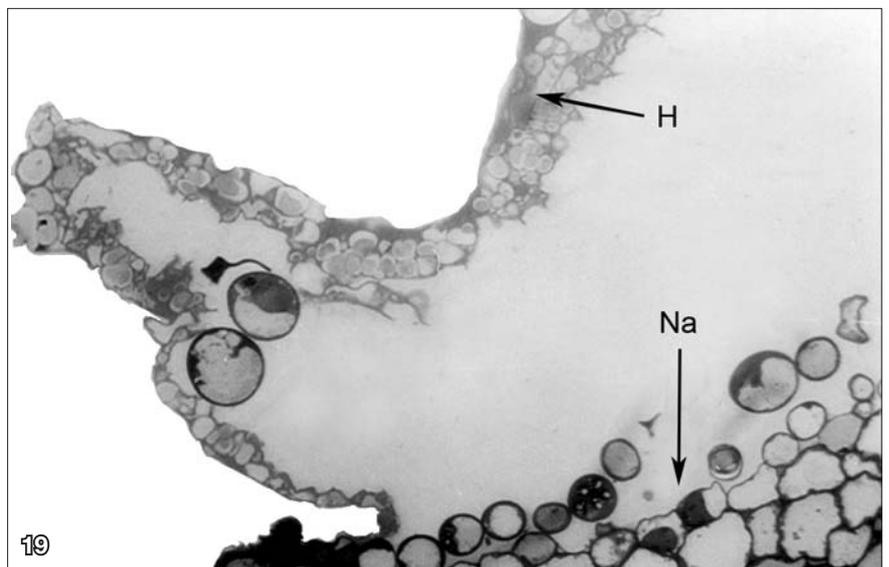
der Bestäubung. Narbenkanal (NaK); ausgekeimte Pollenkörner (aPo); nicht gekeimter Bereich (nPo); Pollenschläuche (PoS); verschlossene Narbe (Na)

18. *Coryanthes speciosa*, Längsschnitt durch die Säule einer bestäubten Blüte; ausgekeimte Pollenkörner (aPo); noch nicht gekeimter Bereich (nPo); Narbenkanal (NaK); verschlossene Narbe (Na); Sporopolleninplatten (SPI)

19. *Sigmatostalix guatemalensis*, Narbenrand (Na) mit Häutchen (H)

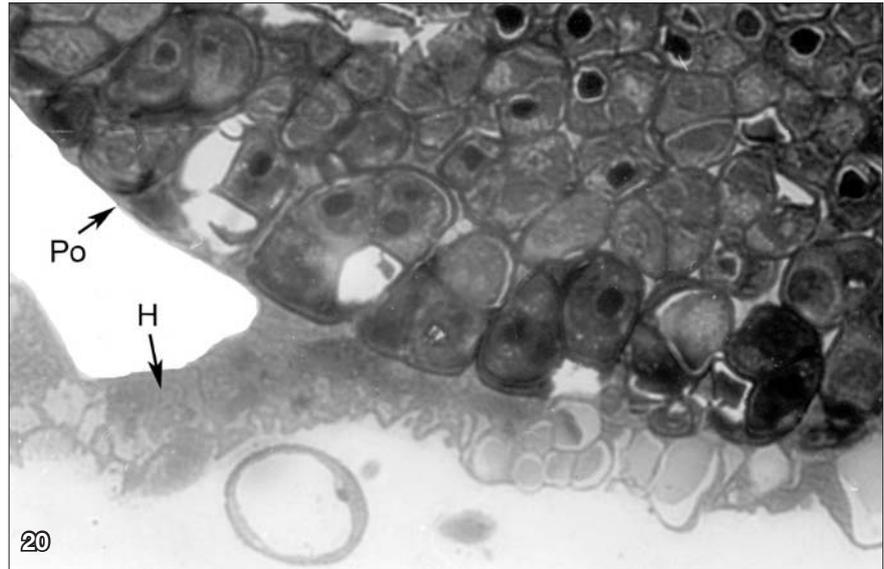


18

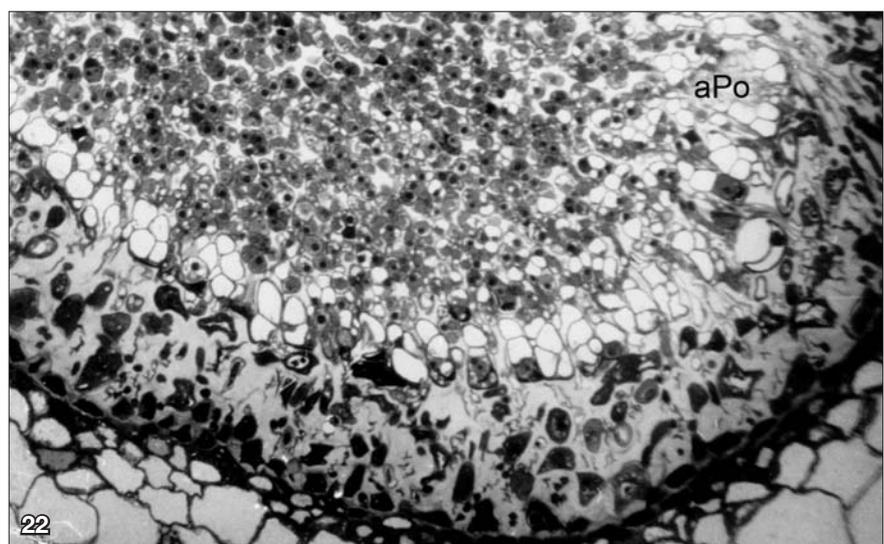
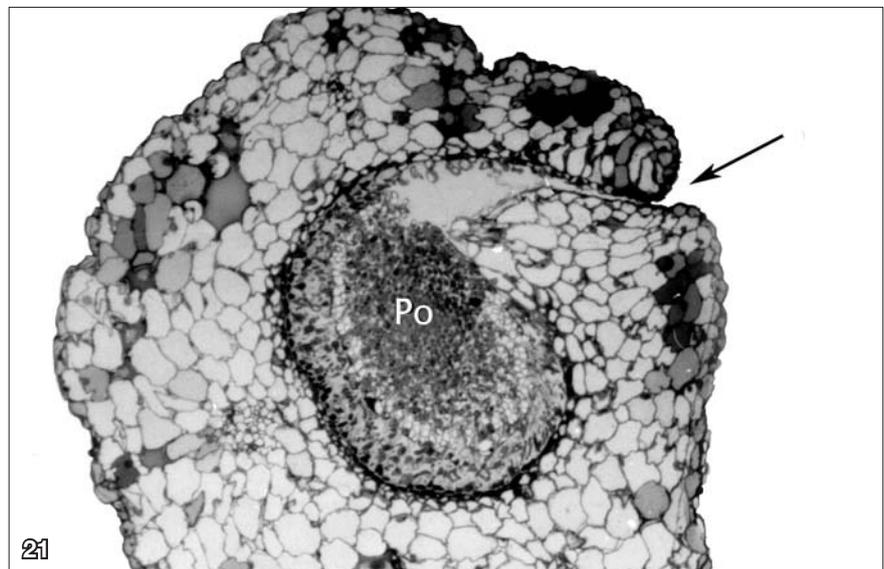


19

benfläche erfolgt durch Einwärtskrümmung der Narbenränder. Nach 5 Tagen ist die Narbe vollständig verschlossen (Abb. 21 und 22). Die Säulenspitze ist kugelig angeschwollen. Im Querschnitt durch die Säule sieht man das Pollinium also nicht offen auf dem Häutchen liegen, sondern von den an der Spitze verhakten Narbenrändern eingeschlossen. Die Ränder verwachsen aber nicht miteinander. Der Pollen liegt in Tetraden von 10 µm Durchmesser vor. Die Randtetraden sind leicht vergrößert und weisen Sporopolleninkappen von etwa 2 µm Dicke auf, deren Ränder zum Zentrum des Polliniums heruntergezogen sind und zur Mitte der Tetraden auslaufen (Abb. 25).



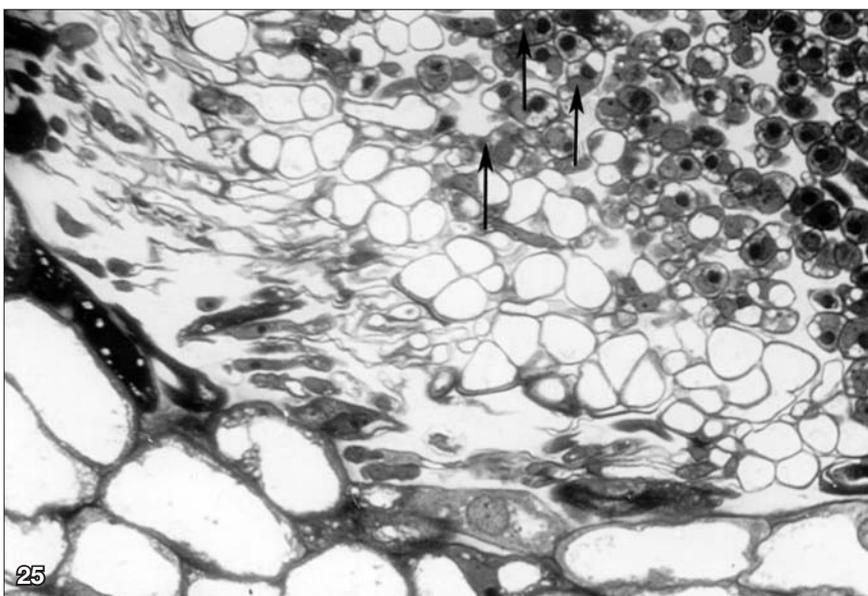
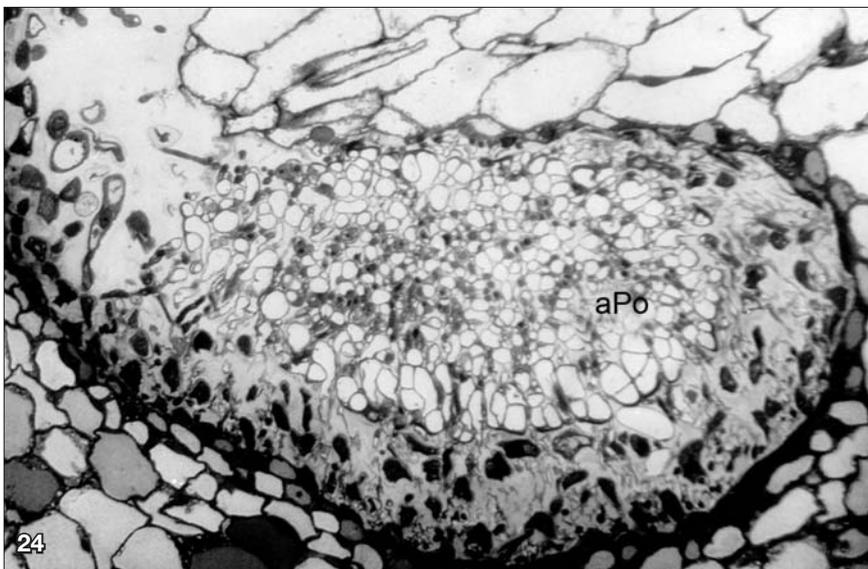
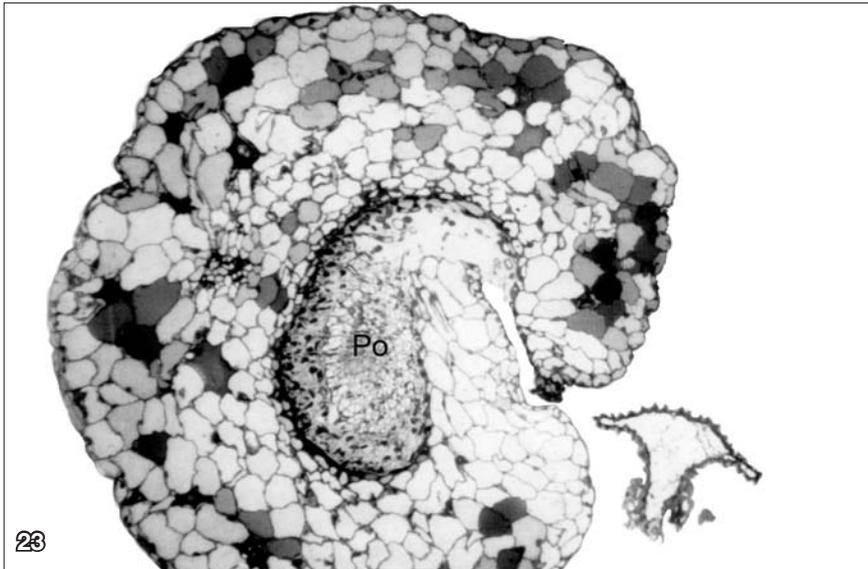
Nach 15 Stunden ist bei *Sigmatostalix picturatissima* das Häutchen stark nach außen gewölbt, das Pollinium klebt darauf. Die Wölbung des Häutchens lässt sich nur im Semidünnschnitt beobachten. Unter dem Häutchen befinden sich in lockerer Reihe eine Anzahl von Zellen. Außerdem liegen noch zwei weitere Zellreihen im unteren Drittel des vom Häutchen eingeschlossenen Narbenraumes. 40 Stunden nach der Bestäubung sind die distalen Pollentetraden (zum Häutchen hin) stark vergrößert. Sie weisen einen Durchmesser von jetzt 20 µm auf. Die Pollenkeimung setzt nach 4 Tagen oder früher ein. Bei der einen bestäubten und untersuchten Blüte sind dann bereits nahezu alle Pollenkörner ausgekeimt (Abb. 23 und 24). Bei der anderen nur das am Rande des Polliniums liegende äußere Fünftel (Abb. 21 und 22). Deutlich lässt sich erkennen, dass nur an den Stellen eine Keimung auftritt, die direkten Kontakt mit dem Häutchen haben. Zu diesem Zeitpunkt weichen die Tetraden auseinander. Die Schleimzellen sind nicht mehr voll turgeszent, sie zeigen Plasmolyseerscheinungen.



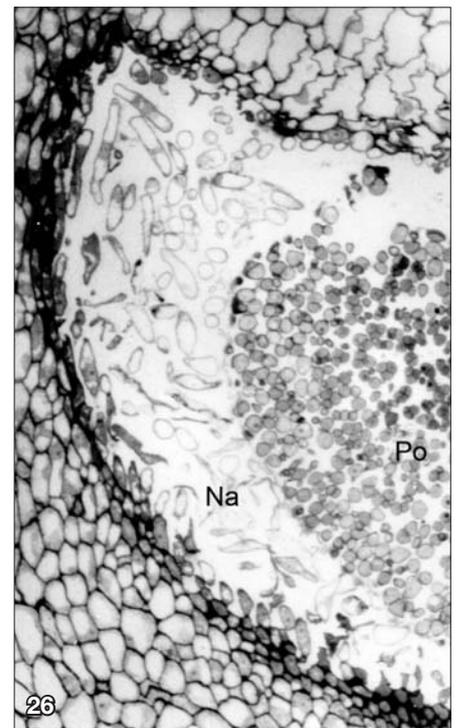
20. *Sigmatostalix guatemalensis*, Pollinium (Po) auf dem Häutchen (H) liegend

21. *Sigmatostalix picturatissima* (Versuchsblüte a) 5 Tage nach der Bestäubung; die Narbenränder haben die Narbe verschlossen (Pfeil), Pollinium (Po), Narbe (Na).

22. Wie Abb. 21, Teile des Polliniums bei Versuchsblüte a bereits ausgekeimt (aPo)



Auch bei der Gattung *Oncidium* wird die Narbe nach der Bestäubung verschlossen. Die Narbenränder beginnen sich schon einen Tag nach der Bestäubung einwärts zu krümmen. Nach 2 Tagen wird die Narbe vollständig von ihnen verschlossen. Die Säulenspitze schwillt im Verlaufe von 3 – 4 Tagen kugelig an. Die feuchte Narbe ist mit einem Häutchen von etwa 7 µm Dicke bedeckt. Die Randtetraden (10 µm Durchmesser) weisen ebenfalls wie bei *Sigmatostalix* Sporopolleninkappen auf und sind größer als die zentralen. Nach einem Tag lässt sich noch keine Veränderung der Narbe und des Polliniums feststellen. Das Pollinium liegt auf dem Häutchen. Vier Tage nach der Bestäubung sieht man das Pollinium eingeschlossen zwischen den Säulenflügeln auf dem Häutchen liegen.



23. Wie Abb. 21, jedoch Versuchsblüte b, verschlossene Narbe (Pfeil); Pollinium (Po)

24. *Sigmatostalix picturatissima*, 5 Tage nach der Bestäubung; hier Versuchsblüte b, deutlich mehr Pollenkörner gekeimt (aPo) als bei Versuchsblüte a, unter identischen Versuchsbedingungen

25. *Sigmatostalix guatemalensis*, auskeimende Pollenkörner (Pfeile) 5 Tage nach der Bestäubung

26. *Oncidium* sp. 4 Tage nach der Bestäubung

Die Tetraden sind in einzelne Pollenkörner zerfallen und liegen sehr locker nebeneinander. Die Schleimzellen sind nicht mehr rund, sondern mehr oder weniger langgestreckt; manche sind schon kollabiert (Abb. 26). Es sind noch keine Pollenschläuche auszumachen.

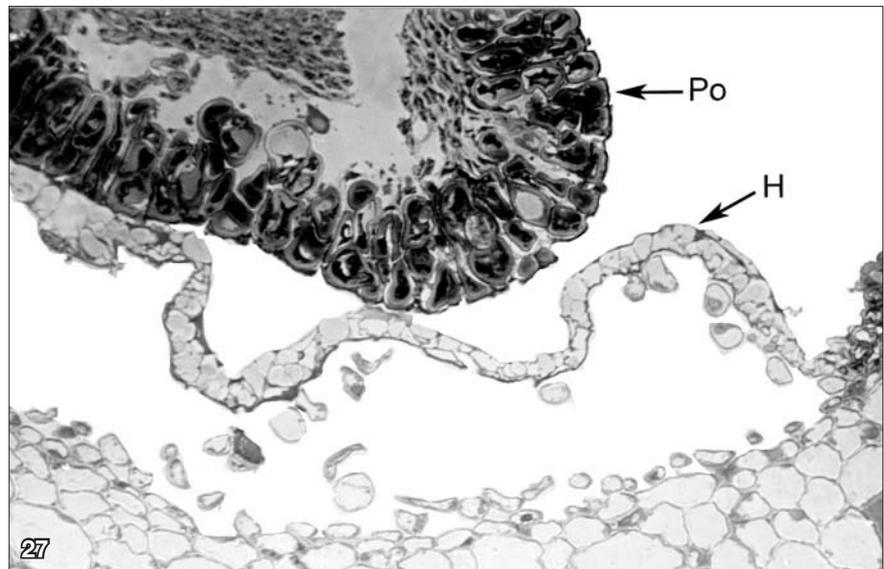
Auch bei *Odontoglossum* geht der Narbenverschluss rasch vonstatten. Am ersten Tag nach der Bestäubung krümmen sich die Narbenränder zur Mitte der Narbe, bereits am zweiten Tag ist die Narbe nur noch zu erahnen, die Pollinien sind völlig eingeschlossen (Abb. 28 – 30).

Narbe und Pollinium gleichen bei *Brassia* der vorherigen Gattung. Auch ein Häutchen ist vorhanden. 4 Tage nach der Bestäubung sind die am Rand befindlichen Pollenkörner aus dem Verband gelockert und vergrößert. Nach 6 Tagen beginnt die Pollenkeimung. Der Tetradenverband hat sich aufgelöst, es sind nur noch einzelne Pollenkörner zu erkennen. Nach 8 Tagen ist trotz Ein-

schluss des Polliniums erst etwa 1/5 der Pollenkörner gekeimt. Die gekeimten Pollenkörner befinden sich ausnahmslos in der Nähe des Narbenkanals. Distal ist noch keine Keimung zu beobachten. Das Pollinium ist vollständig von Narbenschleim eingehüllt, das Häutchen ist nicht mehr als solches auszumachen. Die den Narbenkanal bildenden Zellen sind langgestreckt-spindelförmig. Die Pollenschläuche wachsen zunächst direkt in Richtung dieser spindelförmigen Zellen und biegen kurz vor deren Erreichen in Richtung Fruchtknotenhöhle ab. Der längste Pollenschlauch ist etwa 1,5 mm lang.

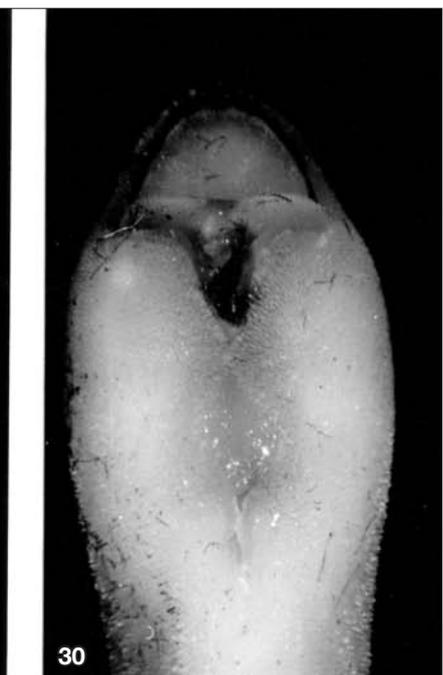
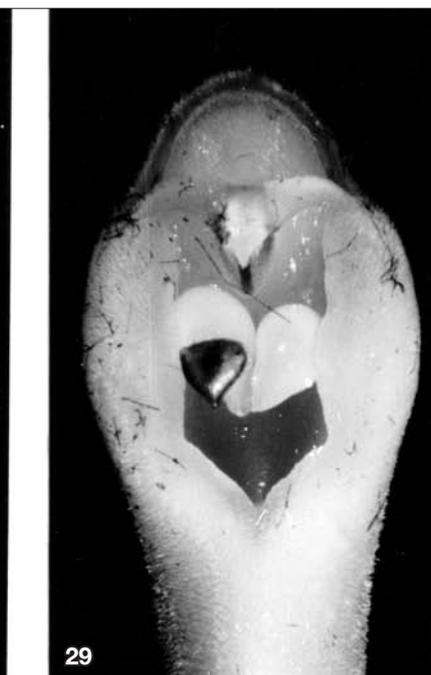
### Diskussion

Wie die hohe Gattungs- und Artenzahl der Orchideen erwarten lässt, fallen die Ergebnisse bezüglich Bestäubung und Befruchtung aus den einzelnen Unterfamilien sehr unterschiedlich aus. In der Familie treten zwei von Grund auf verschiedene Narbentypen auf (siehe auch DANNENBAUM et al. 1989), zum einen die trockene Narbe der Diandrae (Cypripedioideae), zum anderen die feuchte, nasse Narbe der Monandrae (Rest der Orchideen). Mit dem Narbentyp ist die Ausbildung des Pollens korreliert: Bei der Gattung *Paphiopedilum* finden wir trockene, glatte Narben in Verbindung mit klebrigem Pollen, bei *Phragmipedium* stark papillöse Nar-



27. *Miltoniopsis vexillaria*, Narbe (Na) mit Häutchen (H) und Pollinium (Po) 4 Tage nach der Bestäubung

28. – 30. *Odontoglossum maculatum*, Säule mit Narbe; von links nach rechts: unbestäubt, 1 Tag und 2 Tage nach der Bestäubung



ben mit krümeligem Pollen und bei den Monandrae klebrige, feuchte Narben mit trockenem Pollen in Form von Pollinien bzw. Massulae. Die Diandrae *Paphiopedilum* und *Phragmipedium* werfen die Blüten nach der Bestäubung ab (*Paphiopedilum* nach etwa 10 Tagen, *Phragmipedium* nach 5 Tagen), während bei den Monandrae, soweit beobachtet, die Blütenblätter vertrocknen oder bei wenigen, wie *Huntleya meleagris* (MÜLLER et WEBERLING 1985) und *Promenaea stapelioides*, die ganze Blüte (Sepalen, Petalen und Säule) ergrünt, fleischig wird und bis zur Samenreife erhalten bleibt. Bei der Gattung *Paphiopedilum* vergehen 2,5 – 5 Monate (GUIGNARD 1886, TREUB 1879, AFZELIUS 1916, DUNCAN et CURTIS 1942) zwischen Bestäubung und Befruchtung. Die Pollenschläuche haben am achten Tage die Trennstelle Blüte/Fruchtknoten passiert. Diese Trennstelle weist  $\pm$  typische Merkmale auf, die Zellen sind hier kleiner, die Mittellamelle ist am achten Tage bereits aufgelöst. Dadurch runden sich die Zellen ab. Es ist keine Versorgung der Blüte mehr möglich und auch nicht mehr nötig, denn die Blüte hat ihre Funktion als Pollenempfänger erfüllt, sie löst sich in ihrer Gesamtheit ab. Der Narbenkanal ist von lysigenen Zellresten ausgefüllt (LUCKE 1981), die Ernährung der Pollenschläuche ist damit gewährleistet. Die Samenreife dauert bei *Paphiopedilum* etwa 7 – 9 Monate.

Die Unterfamilien der Orchidoideae und Spiranthoideae weisen, verglichen mit den restlichen Unterfamilien, einen wesentlich kürzeren Zeitraum zwischen Bestäubung und Befruchtung auf. Ebenso dauert die Samenreife nicht so lange, im Durchschnitt nur 2 – 3 Monate. Das mag daran liegen, dass es sich bei den Vertretern aus diesen beiden Unterfamilien meistens um Pflanzen aus Biotopen mit ausgeprägt saisonalem Wachstum handelt (Trockenperiode der Subtropen und der gemäßigten Breiten). Hier haben die Pflanzen eine längere Trockenzeit zu überdauern, die meist kurz nach der Blütezeit beginnt. Die Pflanze kann die Energie, die sie zur Ausbildung der Samenkapsel benötigt, zum Teil noch aus den Blättern bezie-

hen, zum Teil ist sie genötigt, ihre gespeicherten Reserven anzugreifen. Sie kann es sich einfach energetisch nicht leisten, lange für die Entwicklung der Samen zu brauchen. Die kurze Reifezeit der Samen der beiden Unterfamilien weist auch darauf hin, dass sie sich in diesen Regionen evolutiv entwickelten und von dort ausgehend bis in die Tropen verbreiteten. *Ludisia discolor* aus der Unterfamilie der Spiranthoideae ist im tropischen Asien beheimatet. Ihre Pollenkörner keimen von allen beobachteten Orchideen am schnellsten: 4,5 Stunden nach der Bestäubung beginnt hier die Pollenkeimung, nach 50 Stunden sind lediglich noch distal einige ungekeimte Pollenkörner zu sehen. Bei dieser Art lässt sich sehr gut beobachten, dass die Keimung der Massulae erst durch genügende Wasserversorgung ermöglicht wird, denn die apikalen Pollenkörner keimen zuerst, während die distalen offenbar erst mit der Keimung beginnen, wenn sich die Massulae kapillar mit Wasser (inklusive Nährstoffe) aus dem Narbenschleim gesättigt haben. Die Pollenkörner der Massulae keimen einem Diffusionsgradienten des Narbenschleimes entgegen. Vielleicht gibt der Narbenschleim ein Startsignal für den Beginn der Pollenkeimung. Allgemein gültig ist das nicht, denn Orchideenpollen lassen sich sehr gut auch in vitro zur Keimung bringen (MIWA 1937, CURTIS et DUNCAN 1947). Die Keimungsrate steigt jedoch deutlich an, wenn die Pollinien mit Narbenschleim benetzt werden (CURTIS et DUNCAN 1947). Die Narbenzellen erscheinen lichtmikroskopisch im Längsschnitt deutlich granuliert, was auf eine starke Aktivität hindeutet. In diesen Zellen wird in Mengen der Narbenschleim produziert. Bei *Ophrys lutea* aus der Unterfamilie der Orchidoideae, vorkommend in der Macchia bzw. Garrigue der Mittelmeerländer, sind die Verhältnisse ganz ähnlich. Hier ist nach 3 Tagen die Pollenkeimung vollständig abgeschlossen.

Die Epidendroideae zeichnen sich zum Teil durch den Besitz eines Häutchens über der Narbenfläche aus. Ein Neuwert im Vergleich zu den vorher behandelten Unterfamilien. Das Häutchen, das weder physiologisch noch anatomo-

misch bislang genauer untersucht ist, schließt die Narbe von der Umwelt ab. Da die Vertreter beider Unterfamilien in den Tropen und Subtropen beheimatet sind, liegt es nahe, dem Häutchen eine Schutzfunktion der Narbe und des nutritiven Narbenschleims zuzusprechen. Zum einen wachsen die Orchideen aus diesen Unterfamilien in feuchten Gebieten, wo heftige Tagesregen den Narbenschleim auswaschen oder verdünnen könnten, zum anderen kommen sie in Savannen oder ähnlich trockenen Gebieten vor, bzw. blühen sie in der Trockenzeit der Passatgebiete, wo die Narbe vor dem Austrocknen geschützt oder zumindest der Wasserverlust reduziert werden muss. Unter dem Häutchen befindet sich Narbenschleim, in dem längliche, intakte Zellen flottieren (siehe auch CALDER et SLATER 1985), die sich noch geraume Zeit in vitro kultivieren lassen, jedoch nicht teilen (BEIDERBECK, persönliche Mitteilung). Bei den Zellen handelt es sich wahrscheinlich um abgelöste Narbenpapillen. Rasterelektronenmikroskopisch zeigen die Unterfamilien überwiegend  $\pm$  papillöse Narbenoberflächen (DANNENBAUM et al. 1989), deren Papillen in Längsrichtung angeordnet sind. Da der Narbenschleim sehr viskos ist, vermögen sich die abgelösten Zellen selten zu drehen, sie bleiben in der Matrix des Schleimes eingebettet und erscheinen so im Querschnitt rund.

Die Randtetraden der untersuchten Epidendroideae *Laelia purpurata* und *Pleurothallis galeata* sind mit Sporopolleninkappen versehen, die auch nach der Pollenkeimung erhalten bleiben. So lässt sich oftmals noch die Größe eines total ausgekeimten Polliniums ausmachen. Da die Pollinien sehr kompakt aufgebaut sind, ist es für die Pflanze sehr ökonomisch nur die Randtetraden mit Sporopollenin auszustatten, die inneren Tetraden werden damit von den Äußeren geschützt.

Der Beginn der Pollenkeimung erfolgt bei *Laelia purpurata* nach einem Tag, bei *Pleurothallis galeata* nach 40 Stunden. Der Zeitraum zwischen Bestäubung und Beginn der Pollenkeimung ist bei den untersuchten Vertretern der Unterfamilie der Epidendroideae signifikant länger



als bei den untersuchten Orchidoideae und Spiranthoideae. Innerhalb der Unterfamilie der Epidendroideae zeigt die Subtribus Stanhopeinae die kürzeste Pollenkeimungszeit. Da nur Schnitte 3 bzw. 4 Tage nach der Bestäubung vorliegen und hier bereits die Pollenschläuche 2,5 bzw. 8 mm lang sind, wird auf eine Pollenkeimungszeit von ca. 2 Tagen extrapoliert. Bei den restlichen Subtriben zeigt sich eine deutlich längere Zeitspanne zwischen Bestäubung und Befruchtung. Sie liegt bei *Sigmatostalix* bei 3–4 Tagen, *Oncidium* > 4 Tagen, *Miltoniopsis* > 4 Tagen, *Bifrenaria* 5–6 Tagen (extrapoliert) und *Brassia* 6 Tagen. Die Keimungsdauer der Pollinien korreliert nicht mit der Reifungszeit der Samen bzw. der Samenkapseln, denn eine *Coryanthes*-Kapsel reift nach 2 Monaten, die von *Stanhopea* benötigt jedoch 7–9 Monate (beide Subtriben Stanhopeinae), *Oncidium* braucht durchschnittlich 4 Monate, *Odontoglossum* (eine nahe Verwandte zur letzteren) schon 12 Monate. Die Reifungszeit scheint vielmehr abhängig zu sein von dem jeweiligen Biotop der Pflanzen, bzw. deren Wachstumsstrategie. So wächst z. B. *Coryanthes* heiß und dauerfeucht, *Stanhopea* temperiert, *Oncidium* in allen Temperaturbereichen und *Odontoglossum* meist kühl bis temperiert. *Coryanthes* wächst in Ameisengärten, die Ameisen versorgen ihre Pflanzen bestens, sodass die Samenkapseln sehr schnell reifen können. Auch die Samenanzahl, die die einzelnen Arten ausbilden, könnte eine Rolle spielen.

Während bei allen untersuchten Vertretern der Unterfamilie der Epidendroideae die Narbe nach der Bestäubung verschlossen wird, bleibt sie bei allen anderen Unterfamilien der Orchideen makroskopisch unverändert. Bei den Subtriben Oncidiinae und bei *Acriopsis* (Cymbidiinae) wird die Narbe durch Einwärtskrümmung der Narbenränder verschlossen. Die Gattung *Anguloa* (Maxillariinae) verschließt ihre Narbe mit den beiden Seitenzähnen des dreizähligen Rostellums. Ebenso wird die Narbe bei *Coelogyne cristata* LINDL. (Coelogyneinae) durch das hier anders gestaltete Rostellum verschlossen. Bei den Stanhopeinae schwillt die ganze Säule nach der Bestäubung an, sodass der

schmale Narbenspalt zugeedrückt wird und das Pollinium von einer vorher rechtwinkligen Orientierung in eine gerade Linie zum Narbenkanal gebracht wird. Der Verschluss scheint für die Pflanze sinnvoll zu sein, denn dadurch wird vermieden, dass ein weiteres, also überflüssiges Pollinium auf die Narbe gelangt. Außerdem haben z. B. Pflanzenparasiten, wie Pilze und Bakterien nicht die Möglichkeit durch die dauerfeuchte Narbe in die Pflanze einzudringen (Pilzsporen benötigen eine gewisse Zeit in dauerfeuchter Umgebung, um auszukeimen). Da sich in keiner der untersuchten Pflanzen Pilzhyphen finden lassen, kann ein selektiv auf Pilze wirkender Abwehrmechanismus postuliert werden. Wie kann die Pflanze aber Pilzhyphen von Pollenschläuchen unterscheiden? Liegt hier ein ähnlicher Mechanismus vor wie die Akzeptanz des Embryos bei den Säugern (DUMAS, KNOX et GAUDE 1985)? Außerdem muss die Pflanze frühzeitig erkennen, ob es sich um eventuell selbstinkompatiblen Pollen handelt (nur bei Orchideen mit Selbstinkompatibilität; in der Familie nicht sehr ausgeprägt). Liegt ein Teil der Informationen vielleicht in dem Häutchen? Enthält das Häutchen vielleicht Erkennungsproteine ähnlich der Pellicula bei *Brassica* (Brassicaceae), die als proteinreiche Schicht auf der Narbe liegt und durch eine Antigen-Antikörper Reaktion die Auskeimung von selbstinkompatiblen Pollen verhindert. Durch eine solche Interaktion wird mittels Lipiden, Proteinen und Glycoproteinen der Wasserreflux gesteuert, sodass der falsche Pollen nicht hydratisiert wird und somit auch nicht keimen kann (DUMAS, KNOX et GAUDE 1985). Von zwei Autoren wurden bereits Stoffe aus diesen beiden Stoffklassen in Orchideennarben nachgewiesen: Bei *Epipactis atropurpurea* Lipide und Polysaccharide (PAIS 1974) und bei *Dendrobium speciosum* Polysaccharide, Lipide und Proteine (CALDER et SLATER 1985). Es ist möglich, dass das Häutchen eine Barriere für den Wasserreflux darstellt, die erst nach Kontakt mit dem richtigen Pollen beseitigt wird. Bastardierungsversuche bei Orchideen (HILDEBRANDT 1865) haben ergeben, dass sich bei vielen Arten eine Entwicklung der Samenanlagen durch Aufbringen von artfremdem Pollen auslösen lässt, die auswachsenden Pollenschläuche aber bald zugrunde gehen. *Zygopetalum*

*mackayi* Hook. bildet keimungsfähige Samen aus, wenn die Pflanze mit Pollinien aus einer beliebigen Orchideengattung bestäubt wird. Die F1-Generation ist dann ausgesprochen metroklin (HURST 1899, 1900 und 1903). SUESSENGUTH konnte 1923 nachweisen, dass die so erzeugten Samen apogam, d. h. ohne Befruchtung entstanden sind. Es liegt nahe, dass von dem Pollinium ein Stoff abgegeben wird, der die Ei-Entwicklung auslöst, und dass dieser Stoff bei allen Orchideen derselbe ist. Versuche hierzu haben ergeben (HUBERT et MATON 1939), dass Naphtylsigsäure-Kristalle (NES) auf Narben einer *Cymbidium*-Hybride oder *Oncidium longipes* aufgebracht, parthenokarpe Früchte erzeugen. Die Agar-Blöckchen verursachten jedoch keinen Narbenverschluss an *Miltoniopsis vexillaria*. Entweder war die Konzentration der Phytohormone, die an Stelle der Pollinien auf die Narbe aufgebracht wurden, zu gering, oder dieser Mechanismus ist unabhängig von der Auslösung der Ei-Entwicklung und wird von anderen Faktoren ausgelöst.

Warum lassen sich bei den Orchideen so leicht Hybriden erzeugen? Liegt es vielleicht an dem zeitlich langen Zwischenraum zwischen Bestäubung und Befruchtung? Während der richtige Pollen optimale Verhältnisse auf der Narbe und im Narbenkanal vorfindet und relativ schnell in die Fruchtknotenöhle gelangt, dort aber bis zur Ausbildung der befruchtungsfähigen Samenanlage warten muss, hat der falsche Pollen, wenn er nicht als solcher erkannt wird, die Möglichkeit langsam in die Fruchtknotenöhle einzuwachsen, um rechtzeitig zur Befruchtung anwesend zu sein. Da die Bestäubung der verschiedenen Orchideenarten meist nur von einem einzigen Bestäuber ermöglicht wird, ist es wahrscheinlich, dass auf die Erkennung des richtigen Pollens bei vielen Arten kein großer Wert gelegt wird, denn der falsche Pollen wird durch die hochspezifische Bestäubung ausgeschaltet.

Mit der Entwicklung der Strategie sehr viele, sehr kleine Samen ohne Nährgewebe auszubilden, muss für die Orchideen eine maximale Bestäubung gewährleistet sein (im Gegensatz hierzu die ebenfalls entwicklungsgeschichtlich jungen Poaceen mit sehr wenigen,

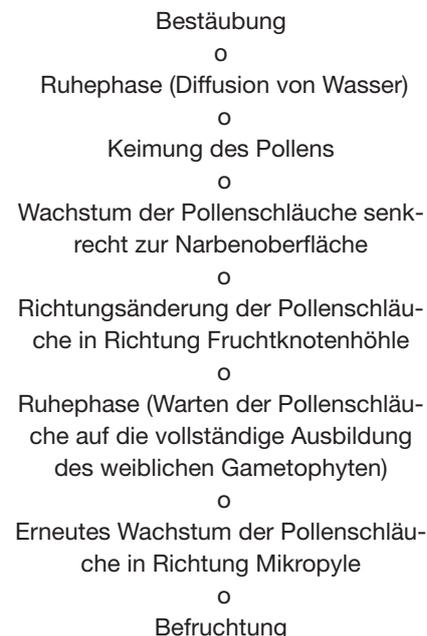
sehr großen, nährstoffreichen Samen und kleinstem windverbreitetem Pollen). Das wird mit der Übertragung von Pollenmassen, den Pollinien, ermöglicht. Die Pollinien wiederum müssen fest auf der Narbe haften. Bei anderen Blütenpflanzen postulieren DUMAS, KNOX et GAUDE dafür elektrostatische Kräfte. Für die Orchideen kann das kaum genügen, denn das Verhältnis Gewicht/aufliegende Oberfläche wird bei einem großen Pollinium zu ungünstig. Außerdem wirkt der festhaltenden Kraft der Narbe noch die des sich entfernenden Bestäubers entgegen, an dem das Pollinarium mittels Viscidium unlösbar festgeklebt ist. Letztere wird schließlich durch den Abriss des Polliniums vom Caudiculum aufgehoben. Die Klebefähigkeit der Orchideennarbe ist also enorm. Sie muss stärker sein als die Zerreibkraft des Caudiculus plus Schwerkraft des Polliniums.

Von HESLOP HARRISON wurde 1981 ein Narben-Katalog aufgestellt, in den sich jedoch viele Monandreae nicht einordnen lassen. CALDER et SLATER holten das nach. Die beiden Autoren untersuchten ausgiebig die Narbe von *Dendrobium speciosum* und schlugen die Charakterisierung WDc (Wet Detached-cellular) für den feuchten Narbentyp mit flottierenden Zellen vor. Dieser Narbentyp ist weit verbreitet bei den Orchideen. Er wurde bei *Coelogyne cristata* (MOLISCH 1930), *Ophrys lutea* (PAIS 1969), soweit beobachtet auch bei *Pleurothallis galeata*, *Oncidium* sp., *Miltoniopsis vexillaria*, *Sigmatostalix picturatissima*, *Sigmatostalix guatemalensis*, *Lycaste fimbriata* gefunden. *Ludisia discolor* besitzt eine Narbe, die mit WN charakterisiert ist: "surface wet, receptive cells non-papillate; secretion usually copious" (HESLOP HARRISON 1981). Die Narbe von *Paphiopedilum* gehört in die Kategorie DN (surface dry, non papillate): eine trockene Oberfläche ohne Papillen. Bei *Phragmipedium* findet man den Narbentyp DPU (surface dry, papillae unicellular), mit trockener Narbe und einzelligen Papillen.

Bei allen beobachteten Orchideen wachsen die Pollenschläuche zunächst senkrecht auf die Narbenfläche zu, um

dann kurz vor dem Erreichen der Flächen in Richtung Narbenkanal abzubiegen. Wie merken die Pollenschläuche nun, wann und wo sie abbiegen müssen? Vermutlich wachsen die Pollenschläuche zwei Diffusionsgradienten entgegen. Der eine geht von der Narbenoberfläche aus, der andere von der Fruchtknotenhöhle. Zunächst reagieren die Pollenschläuche auf den der Narbenoberfläche. Wenn die Konzentration des abgegebenen Stoffes ausreichend groß geworden ist, schaltet ein Erkennungsmechanismus (Trigger) auf den anderen Gradienten, den der Fruchtknotenhöhle, um. Der Pollenschlauch wächst nun in Richtung Narbenkanal.

Bei allen Pollenkörnern lässt sich beobachten, dass sich diese vor der Keimung ein wenig vergrößern, quellen. Der Pollen muss also vor der Keimung ausreichend mit Wasser versorgt sein, welches von der Narbe zu Verfügung gestellt wird. Das Verfließen der Pollenmassen bei *Paphiopedilum* und *Phragmipedium* weist darauf hin, dass bei diesen, nach der Bestäubung von trockenen Narben, ein Wasserreflux in die aufgebrachten Pollenmassen stattfindet. Bei *Phragmipedium* ist er so stark, dass einen Tag nach der Bestäubung der vorher krümelige, matte Pollen glänzend erscheint, die Zwischenräume also mit Flüssigkeit ausgefüllt sind. Es ergibt sich somit für den männlichen Gametophyten folgendes Bild:



Alle die beobachteten Tatsachen sind stimmig mit der von DRESSLER 1993 und von PRIDGEON et al. 1997 – 2010 aufgestellten Orchideen-Systematik. Das relativ schnelle Auskeimen der Pollinien der Spiranthoideae und Orchidoideae ist mit der Anpassung an ihren terrestrischen Lebensraum zu erklären, die sie bei den Unterfamilien unabhängig voneinander erworben haben könnten. Die bei der epiphytischen Unterfamilie, der Epidendroideae, benötigte recht lange Zeit zur Auskeimung ihres Polliniums wird erst durch die Evolution des Häutchens ermöglicht. Die Cyripedioideae nehmen mit ihrer andersartigen Narbenoberfläche und dem gesamten Abwurf ihrer Blüte nach der Bestäubung eine Außenseiterstellung ein.

### Zusammenfassung

Die Keimung der Orchideenpollen wird, wie bei den anderen Blütenpflanzen auch, durch Wasser, welches von der Narbe zur Verfügung gestellt wird, gewährleistet. Es treten bei den Orchideen drei Narbenformen auf, eine trockene und zwei feuchte Arten. Eine zeigt flottierende Zellen im Narbenschleim. Die Zeitspanne zwischen Bestäubung und Pollenkeimung ist in der Familie sehr unterschiedlich, innerhalb der einzelnen Subtriben jedoch relativ konstant. So weisen die Orchidoideae, die Unterfamilie mit primär terrestrischen Vertretern, die kürzeste Pollenkeimungszeit auf, während die Epidendroideae mit ihren hauptsächlich epiphytischen Vertretern am längsten zur Auskeimung ihrer Pollinien benötigen.

Bei den Epidendroideae tritt etwa 1 – 2 Tage nach der Bestäubung ein Verschluss der Narbenoberfläche ein. Das kann durch Einwärtskrümmung der seitlichen Narbenränder (Subtriben Oncidiinae und Cymbidiinae), durch Verschluss mittels Rostellum (Coelogyneinae und Maxillariinae) oder durch Anschwellen der ganzen Säule (Stanhopeinae) geschehen.

Epidendroideae sind zum Teil durch den Besitz eines Häutchens, das die Narbenoberfläche vollständig von der Außenwelt abschließt, ausgezeichnet. Das Pollinium gerät bei der Bestäubung mit ihm in Kontakt, wird fest-



gehalten und bleibt auf ihm liegen. Die Pollenkeimung setzt auf diesem Häutchen ein. Die Pollenschläuche durchwachsen es dann, ohne es zu zerstören. Vermutlich wird es durch die Pollenschlauchspitzen punktuell enzymatisch aufgelöst.

Die Diandrae, die Vertreter mit zwei Antheren, werfen ihre Blüten nach der Bestäubung ab, während bei den Monandrae die Blütenblätter nach der Bestäubung vertrocknen oder in seltenen Fällen ergrünen.

Die Bestäubungs- und Befruchtungsverhältnisse bei den Orchideen reihen sich mit ihren Fakten im wesentlichen in die bestehende systematische Untergliederung der Familie ein.

### Summary

The germination of orchid pollen, as in other flowering plants, is ensured by water, which is provided by the stigma. Three types of stigma occur in orchids, one dry and two moist types. One shows floating cells in the stigma mucilage. The time interval between pollination and pollen germination varies greatly in the family, but is relatively constant within the individual subtribes. Thus, the Orchidoideae, the subfamily with primarily terrestrial representatives, show the shortest pollen germination time, while the Epidendroideae with their mainly epiphytic representatives need the longest to germinate their pollinia.

In the Epidendroideae, closure of the stigma surface occurs about 1–2 days after pollination. This can happen by inward curvature of the lateral stigma margins (subtribes Oncidiinae and Cymbidiinae), by closure by means of the rostellum (Coelogyninae and Maxillariinae), or by swelling of the whole column (Stanhopeinae).

Epidendroideae are partly distinguished by the possession of a pellicle which completely seals the stigma surface from the outside world. The pollinium comes into contact with it during pollination, is held and remains on it. Pollen germination begins on this pellicle. The pollen tubes then grow

through it without destroying it. Presumably, it is enzymatically dissolved at certain points by the pollen tube tips.

The Diandrae, the representatives with two anthers, discard their flowers after pollination, while in the Monandrae the petals dry up after pollination or turn green in rare cases.

The pollination and fertilization relationships in the orchids are essentially in line with the existing systematic subdivision of the family.

### Danksagung

Tiefsten Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. Rainer SCHILL, meinem späteren Doktorvater, der mir die Gelegenheit bot, in seinem Labor die entsprechenden Untersuchungen anzustellen. Er stand mir immer mit Rat und Tat zur Seite. Mit der Hilfe des Arbeitsgruppenseminars meines Co-Betreuers Prof. Dr. Rolf BEIDERBECK konnten wichtige Erkenntnisse diskutiert und thematisiert werden. Dr. Karlheinz SENGHAS ermöglichte mit der artenreichen Orchideensammlung des Botanischen Gartens Heidelberg das Studium der jeweiligen Orchideen quer durch ihre Systematik. Meinem Freund und ehemaligen Kollegen, dem Orchideengärtner Hans-Gerhard SEEGER bin ich außerordentlich dankbar für die Unterstützung bei meinen Pflanzenexperimenten. Dank Dr. Christine DANNENBAUM, der Laborleiterin und Kollegin im Arbeitskreis SCHILL, erlernte ich zahlreiche Labor-Methoden bis hin zur Raster- und Transmissionselektronenmikroskopie. Letztendlich war aber Prof. Dr. Wilhelm BARTHLOTT, damals Assistent am Institut für Systematische Botanik in Heidelberg, dafür verantwortlich, dass ich dem Gärtnerberuf entsagte und Biologie studierte. Dafür bin ich ihm sehr dankbar.

### Literatur:

- BRINK, R. A. (1924): The physiology of pollen; *American Journal of Botany* **11**: 218 – 228; 283 – 294; 351 – 364; 417 – 436
- CALDER, D. M. & SLATER, A. T. (1985): The stigma of *Dendrobium speciosum*; *Annals of Botany* **55**: 297 – 307
- CURTIS, J. T. & DUNCAN, R. E. (1947): Studies in the germination of orchid pollen; *American Orchid Society Bulletin* 594 – 597; 616 – 619
- DANNENBAUM, C.; WOLTER, M. & SCHILL, R. (1989): Stigmamorphology of the orchids; *Botanische Jahrbücher für Systematik* **110**(4): 441 – 460
- DRESSLER, R. L. (1983): Classification of the Orchidaceae and their probable origin; *Telopea* **2**(4): 413 – 424
- DRESSLER, R. L. (1993): Phylogeny and Classification of the Orchid Family
- DUMAS, C.; KNOX, R. B. & GAUDE, T. (1985): Pollen-Pistill Recognition: New Concepts from Electron Microscopy and Cytochemistry; *International Review of Cytology* **90**: 239 – 272
- DUNCAN, E. & CURTIS, J. T. (1942a): Intermittent growth of *Phalaenopsis*, A correlation of the growth phases of an orchid fruit with internal development; *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **69**: 167 – 183
- DUNCAN, E. & CURTIS, J. T. (1942b): Intermittent growth of fruits of *Cypripedium* and *Paphiopedilum*, A correlation of the growth phases of orchid fruits with their internal development; *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **69**: 353 – 359
- DUNCAN, E. & CURTIS, J. T. (1943): Growth of fruits in *Cattleya* and allied genera in the Orchidaceae; *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **70**: 104 – 119
- GAND WIDJAJA, D. & ARDITTI, J. (1982): Post-pollination phenomena in Orchid flowers, XI. Autogamy in *Phajus tankervilleae* (Aiton) Bl, Orchidaceae; *American Journal of Botany* **69**(3): 335 – 338
- GLENK, H.-O. (1958): Methoden zur Sichtbarmachung von Pollenschläuchen im Griffelgewebe an Ganzpräparaten; *Mikrokosmos* **47**: 120 – 125
- GUIGNARD, L. (1886): Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidees;

- Ann. Sci. Nat. Bot. 7: ser 4 202 – 240
- HESLOP-HARRISON, Y. (1981): Stigma characteristics and angiosperm taxonomy; Nordisk Journal of Botany 1: 401 – 420
- HILDEBRAND, F. (1863): Die Fruchtbildung der Orchideen, ein Beweis für die doppelte Wirkung des Pollen; Bot. Zeit. 21: 329 – 333; 337 – 345
- HILDEBRAND, F. (1865): Bastardierungsversuche an Orchideen; Bot. Zeit. 23: 245 – 249
- HUBERT, B. & MATON, J. (1939): The influence of synthetic growth controlling substances and other chemicals on postfloral phenomena in tropical orchids; Biol. Jaarb. 6: 244 – 285
- HURST, C. C. (1899): Experiments on hybridisation and cross-breeding; Gard. Chronicle, 3. ser., Bd. 26: 55
- HURST, C. C. (1900): Notes on some experiments in hybridisation and cross-breeding; Journ. Roy. Hort. Society Vol. 24: 104
- HURST, C. C. (1903): Recent experiments in the hybridisation of Orchids; Gard. Chronicle Bd. 34: 226
- KONAR, R. N. & LINSKENS, H. F. (1966): The morphology and anatomy of the stigma of *Petunia hybrida*; Planta 71: 356 – 371
- KONAR, R. N. & LINSKENS, H. F. (1966): Physiology and biochemistry of the stigmatic fluid of *Petunia hybrida*; Planta 71: 372 – 387
- LEDUC, E. H. & BERNARD, W. (1967): Recent Modifications of the Glycol Methacrylate Embedding Procedure; J. Ultrastructure Research 19: 196 – 199
- LINSKENS, H. F. (1956): Eine spezifische Anfärbung von Pollenschläuchen im Griffel; Mikrokosmos 46: 164 – 165
- MIWA, A. (1937): Test of the germinating power of orchid pollen; The Orchid Review: 345 – 349
- MOUSCH, H. (1930): Neues über die Orchideenblüte; Zeitschrift für Botanik 22: 593 – 605
- MÜLLER, L. & WEBERLING, F. (1985): Beobachtungen an Orchideenblüten: *Cochleanthes aromatica* (Rchb. f.) R. E. Schultes und *Huntleya meleagris* Lindl.; Die Orchidee 36: 173 – 175
- PAIS, M. S. S. (1969): Morphologie, structure et cytologie de la surface stigmatique d'*Ophrys lutea* L.; Port. Acta Biol. 11: 339 – 346
- PAIS, M. S. S. (1974): Ultrastructure des cellules secretrices de la surface stigmatiques d'*Epipactis atropurpurea* Rafin.; Port. acta Biol. 13: 79 – 86
- PRIDGEON, A. M.; CRIBB, P. J.; CHASE, M. W. & RASMUSSEN (1997 – 2014): Genera Orchidacearum 1 – 6
- ROSENBERG, M.; BARTL, P. & LESKO, J. (1960): Water-soluble Methacrylate as an Embedding Medium for the Preparation of Ultrathin Sections; 1. Ultrastructure Research 4: 298 – 303
- SCHILL, R. & PFEIFFER, W. (1977): Untersuchungen an Orchideenpollinien unter besonderer Berücksichtigung ihrer Feinskulpturen; Pollen et Spores 19: 5 – 118
- STRASBURGER, E. (1884): Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung
- SUESSENGUTH, K. (1923): Über die Pseudogamie bei *Zygopetalum Mackayi* Hook.; Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 41: 16 – 23
- SWAMY, B. G. L. (1949a): Embryological studies in the Orchidaceae, 1. Gametophytes; Am. Midland Naturalist 41(1): 184 – 201
- SWAMY, B. G. L. (1949b): Embryological studies in the Orchidaceae. II. Embryogeny; Am. Midland Naturalist 41(1): 202 – 232
- TREUB, M. (1879): Notes sur l'embryogenie des quelques Orchidees; Verh. Akad. Amsterdam, Natuurk. 19: 1 – 50
- WIRTH, M. & WITHNER, C. L. Embryology and development in the Orchidaceae in: Withner (ed.): The Orchids – A Scientific Survey; Ronald Press, New York 155 – 188
- WOLTER, M. & SCHILL, R. (1986): Ontogenie von Pollen, Massulae und Pollinien bei den Orchideen; Tropische und subtropische Pflanzenwelt 56: 475 – 563
- YASUGI, S. (1983): Ovule and embryo development in *Doritis pulcherrima* (Orchidaceae); Amer. J. Bot. 70(4): 555 – 560
- Glossar**
- Diandrae** – Cyripedioideae, Unterfamilie der Orchideen, die zwei Antheren ausbildet;
- Häutchen** – Abschluss der Narbenoberfläche gegen die Umwelt, über das weder anatomisch-morphologische noch physiologische Erkenntnisse vorliegen; darunter befindet sich geschützt der Narbenschleim.
- Massulae** – ±Prismatische Pollenpakete, die durch elastische Fäden zusammengehalten werden; aus Pollentraden zusammengesetzt, bilden sie bei den Spiranthoideae und bei den Orchidoideae das Pollinium.
- Monandrae** – Zusammenfassung der Unterfamilien Spiranthoideae, Orchidoideae, Vanilloideae und Epidendroideae, welche nur eine Anthere besitzen;
- Narbenkanal** – Ein Teil der Säule, der gut vom umgebenden Säulengewebe unterschieden ist, meist aus lysigenem Narbengewebe entstanden. Der Narbenkanal beginnt an der Narbe und erstreckt sich bis in den Fruchtknoten. Er ernährt die Pollenschläuche und leitet sie ins Ovarium.
- Pollinium** – Aggregation von Pollenkörnern einer Antherenhälfte; sie können fest zusammengeklebt (bei den meisten Orchideen) oder locker zusammengehalten sein (z. B. bei *Phragmipedium* und *Selenipedium*). Pollinien liegen immer in gerader Anzahl vor (2, 4, 6 oder 8).
- Pollinarium** – Die Bestäubungseinheit bei Orchidaceen. Es besteht aus dem vollständigen Satz an Pollinien und den dazugehörigen Teilen Stipes und Viscidium.
- Rostellum** – Teil der Narbe, dritter steriler Narbenlappen, der die Anthere von der Narbe trennt; bei vielen Orchideen für die Fixierung der Pollinien auf den Bestäuber verantwortlich;
- Säule** – Verwachsungsprodukt aus Antheren, Griffel und Narbe, wird auch Gynostemium genannt;
- Stipes** – Verbindet die Pollinien mit dem Viscidium;
- Viscidium** – Klebescheibe, die das Pollinium am Bestäuber festheftet